







590.5
282

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG FÜR ANATOMIE UND ONTOGENIE DER TIERE

HERAUSGEGEBEN
VON
PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIESSEN

BAND 39.

MIT 32 TAFELN UND 159 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1916

8219(1)

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

Inhalt.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 4. November 1915.)

	Seite
CRAMPTON, G. C. and W. H. HASEY, The Basal Sclerites of the Leg in Insects. With Plate 1—3	1
EMEIS, WALTER, Über Eientwicklung bei den Cocciden. Mit Tafel 4—6 und 1 Abbildung im Text	27
SWINDLE, GAYLORD, On the Genetic Relation of Neurofibrilla to Chromatin. With Plate 7—8	79
SCHMIDT, ERICH, Vergleichende Morphologie des 2. und 3. Abdominalsegments bei männlichen Libellen. Mit Tafel 9—11 und 25 Abbildungen im Text	87

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 8. März 1916.)

SCHREIBER, KURT, Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. Mit Tafel 12—15 und 25 Abbildungen im Text	201
BREGENZER, ALOYS, Anatomie und Histologie von Bythinella dunkeri. Mit Tafel 16 und 31 Abbildungen im Text	237
ERHARDT, ELISABETH, Zur Kenntniss der Innervierung und der Sinnesorgane der Flügel von Insecten. Mit Tafel 17—18 und 12 Abbildungen im Text	293
DOFLEIN, FRANZ, Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VII. Untersuchungen über das Protoplasma und die Pseudopodien der Rhizopoden. Mit Tafel 19—22 und 9 Abbildungen im Text	335

1 6 3 3 0

Drittes Heft.

(Ausgegeben am 16. Mai 1916.)

	Seite
SCHMIDT, W. J., Studien am Integument der Reptilien. VII. Bau und Entwicklung der Eidechsenkrallen. Mit Tafel 23—27 und 23 Abbildungen im Text	385
PRIESNER, HERMANN, Zur Entwicklungsgeschichte der Turbanaugen von Cloeon dipterum L. Mit Tafel 28 und 7 Abbildungen im Text	485

Viertes Heft.

(Ausgegeben am 18. August 1916.)

MRÁZEK, AL., Cestoden-Studien. II. Die morphologische Bedeutung der Cestoden-Larven. Mit 17 Abbildungen im Text. . . .	515
DOFLEIN, FRANZ, Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VIII. Pyxidicula operculata (AGARDH). Mit Tafel 29—32 und 9 Abbildungen im Text.	585

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

The Basal Sclerites of the Leg in Insects.

By

G. C. Crampton and W. H. Hasey.

(Contribution from the Entomological Laboratory of the Massachusetts
Agricultural College, Amherst, Mass.)

With Plate 1-3.

The various and conflicting theories concerning the comparison of the parts of an insect's leg with those of a crustacean and other arthropods, are of too highly speculative a nature to make their discussion profitable, in the present state of our knowledge concerning them. The first part of the present paper is therefore limited to the description of the sclerites themselves, and the interpretation of the modifications met with in different insects. In the second part of the paper, the above mentioned theories are briefly reviewed, without attempting to discuss their relative merits, while more consideration is given to the discussion of the views of other investigators concerning the homologies of the sclerites in various insects, and the points wherein their views differ from those herein expressed.

In order to avoid the influence of any preconceived ideas concerning the homologies of the sclerites, or the considering of the evidence from a biased standpoint, it has seemed advisable that two persons should collaborate in the preparation of the present

paper. For the sake of uniformity, however, all of the drawings have been made by Mr. HASEY alone.

When the two writers of the present paper were not in accord as to the interpretation of the sclerites, the opinions of both have been given; otherwise, the views herein expressed, are those which have appealed to both alike.

The articulation of the leg.

In comparing together the sclerites of different insects, it is necessary first to establish certain fixed points, or "landmarks", whose position is constant throughout the entire series. The homologies of the various sclerites may then be readily determined by the relation they bear to the landmarks in question.

Four such landmarks of importance in the study of the basal sclerites of the leg, are as follows. 1. The pleural suture (Figs. 2, 3, 4, 8, etc., *g*) extending from the top to the bottom of the pleural plate, and separating the episternum, *es*, from the epimeron, *em*. It is continued downward into the coxa as the coxal suture, *l*, which divides the coxa into an anterior and posterior region, *vc* and *me*. 2. The pleural fulcrum of the coxa (Fig. 9a), or projection of the pleural plate at the bottom of the pleural suture, serving as a pivot, or fulcrum, in the movements of the coxa. 3. The apex of the trochantin (Fig. 9b), which may likewise serve as a pivot, or fulcrum, in the movements of the coxa, when the trochantin is immovably united with the lower portion of the pleural plate; but when the trochantin, or its terminal portion, remains detached to form a distinct, movable plate, it is probable that it then acts merely as a point of attachment for certain muscles moving the coxa. 4. The sternal fulcrum of the coxa (Fig. 9c), or projection of the sternal region forming a pivot, or fulcrum, in the movements of the coxa. This projection is usually absent in the lower insects, but is well developed in the higher forms, such as the Neuroptera, Trichoptera, Lepidoptera, Diptera, etc.

The trochantin.

One of the most important of the articulatory sclerites at the base of the leg, is the trochantin, or trochantinus. Since this sclerite has been the subject of such diverse interpretations by different investigators, it may be of some interest to establish its true identity. In its most characteristic form, the trochantin occurs

as a triangular plate *tn* (Figs. 2, 3, and 22) divided by an oblique suture, into an anterior and posterior region (Figs. 2 and 22, *at* and *pt*). The anterior region, *at*, is the one chiefly concerned in the formation of the articulation with the coxa, the posterior region, *pt*, being usually, though not always, situated slightly back of this point.

The true trochantin is always situated in front of the pleural fulcrum of the coxa, and a portion of the episternum (or its homologue) always intervenes between it and the pleural suture, although this is not always evident until the specimen has been boiled in caustic potash, and the parts have been spread apart. In some instances, the trochantin is separated from the lower portion of the pleural plate by a membranous area, or by a suture, while in other cases, it is more or less completely united with the lower portion of the pleural plate.

The following modifications of the typical form of the trochantin are met with in various insects. In the mesothorax of the earwig (Fig. 19) there are two distinct plates, *at* and *pt*, which may correspond, in a general way, to the anterior and posterior regions, *at* and *pt*, marked off by the oblique suture in the typical trochantin (Figs. 22, 2 and 3). One of the writers of the present paper, however, considers that the sclerite *at* of Fig. 19, may represent the entire trochantin, while the plate *pt* may be a new formation, as is the case with the small plate *jc* of Figs. 19 and 22.

In the prothorax of the roaches or Blattoidea (and in the prothorax of such insects as the Phasmoidea, Isoptera, etc., which are closely related to them) the basal portion of the trochantin, *bt* (Fig. 1), unites with the lower portion of the pleural plate, while the terminal portion of the trochantin, *tnl*, becomes detached to form a distinct plate, designated as the trochantinelle, in previous writings. The small plate *tnl*, is usually incorrectly designated as the entire trochantin, while the basal portion, *bt*, is mistaken for a portion of the episternum. The basal region, *bt*, however, is separated from the episternum by a well marked suture, in many roaches, and a portion of the episternum, *es*, intervenes between it and the pleural suture, as is the case in the typical condition of the trochantin; so that it is difficult to understand how such a mistaken conception of the nature of the sclerite in question, could have arisen.

In attempting to homologize the parts of the region *ptn* of *Mantispa* and *Corydalis* (Figs. 8 and 13) with those of the roach (Figs. 1 and 2), the following points should be observed. The pro-

jecting region *tnl*, of Figs. 8 and 9, is evidently a portion of the trochantin, since it forms one of the points of articulation with the coxa, and is divided by an oblique suture, as in the trochantin of the roach (Figs. 1 and 2, *tn*). On the other hand, the region *ac* of Figs. 8 and 9, is not a portion of the true trochantin (*tn*, of Figs. 2, 3, 22, etc.) for the typical trochantin is never connected with the sternal region. On this account, the region *ac* of Figs. 8 and 9 must correspond to the narrow marginal region *ac*, of Figs. 1 and 2. Furthermore, since the episternum (*es*, of Figs. 1 and 2) always extends from the top to the bottom of the pleural plate, along the pleural suture, *g*, that portion of the region *ptn* of Figs. 8 and 9, bordering upon the pleural suture, *g*, must be the lower portion of the episternum. In other words, if the suture marking off the region *ac* of Figs. 1 and 2, be thought of as prolonged above the base of the trochantin until it meets (or almost meets) the pleural suture *g*, and if the suture between the trochantin and the lower portion of the episternum were obliterated, we would have a compound sclerite homologous with the composite region designated as *ptn* in Figs. 8, 9, and 13. This composite sclerite *ptn*, is therefore made up of the region *ac*, the trochantin, and the lower portion of the episternum, and therefore cannot be designated as the trochantin alone. It has been designated as the "pleurotrochantin" in a previous paper (CRAMPTON, 1914) and this term will be retained in the present paper.

Some investigators regard the region *ptn* (Figs. 8 and 13) as the trochantin alone (Figs. 1, 2, 3, and 22, *tn*). They are consequently forced to make the unwarranted assumption that the small region *aes* of Figs. 13 and 8, represents the entire episternum *es*, of Figs. 1, 2, 3, etc.! The episternum (or its homologue) however, always extends from the top to the bottom of the pleural plate, along the pleural suture. On the other hand, it is not uncommon for both episternum and epimeron to become divided into an upper and lower region, by the formation of secondary sutures, as is the case in *Mantispa* (Fig. 13). And lastly, in the roach *Ischnoptera* (Fig. 2) the sclerite *es*, which everyone admits is the true episternum, is marked off into an upper region *aes* (Fig. 2), in every way homologous with the region *aes* of Figs. 8 and 13. These facts and a study of the musculature, can lead to no other conclusion but that the region *aes* of Figs. 8 and 13, is merely the upper portion of the episternum, called the anepisternum, while the region *ptn* of Figs. 8 and 13, is a composite sclerite, composed of the lower

portion of the episternum, together with the trochantin, and the narrow marginal region *ac* (Figs. 1, 2 etc.).

It is apparent from the foregoing discussion, that the trochantin may unite with the lower portion of the pleural plate, to form a compound sclerite *ptn* (Figs. 13 and 8) marked off by a well defined suture extending to the pleural suture *g*. If this suture (marking off the region *ptn*) were continued backward beyond the pleural suture, it would demark a region composed of the trochantin, etc., together with the lower portion of the pleural plate, and would correspond roughly to the combined sclerites *ptn* and *hem* of Fig. 13. If this composite region, consisting of the trochantin and the lower portion of the pleural plate, were to become detached to form a distinct plate, we would have a condition similar to that represented in the plate designated as *pst* (Fig. 21) in the prothorax of the stonefly *Perla*. In the meso- and metathorax of this insect, the base of the trochantin is completely and indistinguishably fused with the lower portion of the pleural plate, so that it is not surprising that the lower portion of the pleural region would remain united with the trochantin, when the latter became detached, in the prothorax, to form the composite region *pst*. The location of the plate *pst* (Fig. 21) with reference to the pleural coxal fulcrum (at the bottom of the pleural suture) clearly shows that this plate comprises an area of much greater extent (posteriorly) than the trochantin (*tn* of Figs. 2, 3, and 22) alone. Furthermore, the fact that the composite sclerite *pst* (Fig. 21) contains the lower portion of the pleural suture (which is not continued down into the coxa, in this case) clearly shows that the lower portion of the pleural region has become detached from the remainder, and has united with the trochantin to form the plate *pst*. We have therefore designated the plate *pst* of Fig. 21, as the "pseudo-trochantin", to indicate that it is not strictly homologous with the trochantin alone (i. e. *tn*, of Figs. 2, 3, and 22).

It is very probable that the plate *pst* of Fig. 21, is homologous with the plate labeled *pst* in the thorax of *Eosentomon* (Fig. 20). If this is true, the plate usually designated as the trochantin alone, in the apterygote insects, is in reality a "pseudo-trochantin".

The sclerites *ac* and *sc*, found in the metathorax of the grasshopper *Dissosteira* (Fig. 16) are sometimes mistaken for the trochantin; but the sclerite designated as *ac* in Fig. 16 is homologous with the sclerite *ac* of Fig. 2, called the antecoxal piece, or antecoxale, while the sclerite *sc* of Fig. 16 is a new formation marked off in the

sternal region, by the formation of secondary sutures, not present in other insects, and is therefore an entirely different plate from the trochantin, which is frequently present in certain grasshoppers. Both of the sclerites *ac* and *sc*, which occur as distinct sclerites in the metathorax of the grasshopper (Fig. 16), are included in the circular region *per*, which forms a ring above the base of the coxa, in the mesothorax of this insect (Fig. 17).

Near the base of the coxa there occurs in certain insects, a small sclerite *jc* (Figs. 1, 19, and 22) which frequently bears an internal process to which are attached certain of the muscles which move the coxa. In the meso- and metathorax of the roach *Periplaneta*, it is situated close to the margin of the coxa, and in most insects, it is indistinguishably united with the coxa. It is always small and unimportant.

The coxa.

In the prothorax of the Plecoptera (Fig. 21) and in the meso- and metathorax of the Myrientomata (Fig. 20), the coxa *cx* is reduced to a rather narrow ring, being broader than long in these insects. In the Thysanura (Fig. 18) on the other hand, and in many winged insects, the coxa is longer than broad. In certain beetles, the posterior coxae are transversely elongate and extremely flat (Fig. 24) and being set in the coxal cavities, they lie in the same plane with the sternal region, and were frequently mistaken for a portion of the sternum by certain of the earlier entomologists.

In the meso- and metathorax of certain Thysanura, such as *Machilis* (Fig. 18), the coxa bears a styliform appendage *stg* strongly suggestive of the so-called styli of Myriopods. These styliform appendages, however, bear no relation to the meron, or posterior region of the coxa, presently to be described, although some writers have sought to homologize the two.

The coxa is not divided into an anterior and posterior subdivision in the apterygote, or primitively wingless insects, nor is it so divided in any of the larvae of winged insects examined by the writers. Certain adult pterygote insects have also preserved the primitive undivided condition in the coxae of all of the thoracic segments, and in those segments which do not bear a functional wing (such as the prothorax of all insects, and the mesothorax of the Diptera) the coxa is always undivided.

In the meso- and metathorax of many winged insects, the coxa

is "dicoxal", or is divided into an anterior and posterior region *vc* and *me* (Figs. 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 12, 14, etc.) by the coxal suture *l*, which is merely a ventral extension of the pleural suture *g*, prolonged downward into the coxal region. The anterior region *vc* has been termed the veracoxa (CRAMPTON, 1914) or coxa genuina (WALTON, 1900) and the posterior region may be termed the merocoxa, or simply the meron (WALTON, 1900).

In the upper region of the veracoxa *vc*, there frequently occurs a narrow marginal sclerite *cm* (Figs. 2, 3, 8, 10, etc.). In the Trichoptera (Fig. 6) the region *cm* has been mistaken for the trochantin; but the true trochantin is contained in the compound sclerite *ptn*, which articulates with the coxa. The region *cm* is usually small and unimportant.

The veracoxa *vc*, or anterior subdivision of the coxa, may become immovably united with the lower portion of the pleural plate, as in certain Diptera (Fig. 11). Under these conditions, the loss of movement in the coxa is usually compensated by the breaking off of small movable plates called "coxites" (Fig. 11, *cxi*). The largest "coxite" frequently bears a spine-like process the coxal spine, as shown in Fig. 11.

From its close connection with the epimeron in higher insects, such as the Diptera, Lepidoptera, and Trichoptera, the meron *me* (of all figures), or posterior subdivision of the coxa, has been regarded by some investigators as a detached portion of the epimeron, which has become adherent to the coxa. This derivation of the meron, however, merely reverses the true evolutionary sequence, for in the lower pterygote insects, such as the Blattoidea (Fig. 2), the meron is clearly a portion of the coxa, and the suture which demarks it from the remainder of the coxa is but incompletely developed in these insects. In the Isoptera (Fig. 3) the meron is distinctly demarked from the remainder of the coxa; but it is still clearly a portion of the coxa, and is widely separated from the epimeron. It is only in the higher insects that the meron becomes smaller, and migrates upward toward the lower portion of the epimeron, as shown in Figs. 5, 13 and 14. On this account, it is far more reasonable to suppose that the meron is a demarked region of the coxa, than that it is a detached portion of the epimeron which has become adherent to the coxa, and the terms veracoxa and merocoxa have been applied to the two subdivisions of the coxa, in order to emphasize the fact that both are merely portions of the coxa itself.

The tendency of the meron to migrate upward toward the lower region of the epimeron, is clearly shown in the Trichoptera (Fig. 5); and in the thorax of *Mantispa* (Fig. 13) the meron, *me*, is very closely connected with the lower portion of the epimeron, *hem*. In the lower Diptera, such as the Tipulidae, the meron, *me*, (Fig. 14) occupies the normal position with reference to the anterior region of the coxa, *cc*, and the lower portion of the epimeron, *hem*, yet practically everyone who has figured these insects interprets the region *me*, as the "posterior portion of the sternum". To anyone studying the series of insects figured in the accompanying plates, however, it will be quite obvious that the region *me* of Fig. 14, occupies the position characteristic of the meron of other insects. When the coxal region is spread out as in Fig. 15, it can be readily seen that the sclerite *me* of the Tipulidae, is not connected with the sternum at all, but is closely united with the remainder of the coxa *cc*, from which it is demarked by the suture *l*, which is a ventral prolongation of the pleural suture *g*, as in all other insects. Furthermore, the same muscles which are attached to the meron in other insects, are attached to the region *me* in the Diptera (Figs. 14 and 15); so that the only logical conclusion to be drawn from a thorough study of the region in question, is that it is homologous with the meron of other insects. This fact seems so very evident, that it is difficult to understand how that anyone could have arrived at any other conclusion.

The fact that the meron *me* has completely fused with the epimeron *em*, in the mesothorax of *Panorpa* (Fig. 4) indicates a tendency on the part of the meron to unite with the lower portion of the epimeron in the higher insects; and the migration of the meron upward toward the pleural region in certain insects (Figs. 5, 13, etc.) has already been pointed out. It is therefore not surprising to find that in the higher Diptera, the meron has migrated up into the pleural region, and has united with the lower portion of the epimeron, to form the region designated as *mpl*, in Fig. 11. The region *mpl* of Fig. 11 corresponds roughly to the fusion product of sclerites *me* and *hem* in Figs. 13 and 14. On this account, the region *mpl* of the higher Diptera (Fig. 11) has been designated as the meropleurite (CRAMPTON, 1914) to indicate that it is the fusion product of the meron and lower portion of the pleural region.

Those who interpret the region *mpl* of Fig. 11, or the sclerite *me* of Fig. 14, as the "posterior portion of the sternum", regard the

region *spl* of Figs. 11 and 14, as the "anterior portion of the sternum", and likewise interpret the region *aes*, of Figs. 11 and 14, as the entire episternum. If we compare together Figs. 14 and 13, however, it is at once apparent that the region *aes* of Fig. 14 is homologous with the region designated as *aes* in the Neuroptera (Figs. 13 and 8); and it has already been shown that the region *aes* of Figs. 13 and 8 is not the entire episternum, but is merely the upper portion of the episternum which becomes marked off in the roach (Fig. 2, *aes*) and other lower insects. In the same way, by comparing Figs. 14 and 13 together, it is evident that the region designated as *spl* in Fig. 14 is homologous with the compound region *spl* of Fig. 13. In other words, it is the lower portion of the episternum, etc. united with the sternum. The region *spl* (Figs. 14 and 11) has been called the "sternopleura" by Dipterologists, and this designation (slightly modified to sternopleurite) should be retained for the region in question.

In the metathorax of the beetle *Dytiscus*, a posterior region *m* (Fig. 24) is marked off in the coxa. This posterior region, while not strictly homologous with the meron of other insects (i. e. *me* of all figures), corresponds in a general way to the meral region. AUDOUIN, 1824, who introduced the term trochantin, applied this term to the region *m* of Fig. 24, in his figures of *Dytiscus*, and AUDOUIN likewise states that the trochantin articulates with the epimeron, instead of with the episternum, although in some cases he later correctly identified the true trochantin. AUDOUIN'S unfortunate mistake of applying the term trochantin to the region *m* (Fig. 24) in *Dytiscus*, is doubtless responsible for the incorrect designation of the meron as the "trochantin", by the earlier writers.

The trochanter.

The trochanter, *tr* (of all figures) is always more closely connected with the femur *fe*, than with the coxa, and is considered by some investigators as a "constricted-off" portion of the femur. In the Phasmids it is very closely united with the femur, and in the metathorax of the grasshopper (Fig. 16) it is immovably united with the femur, though demarked from it by a distinct suture. It is doubtless due to the fact of its close union with the femur in the metathorax of the grasshopper, that the trochanter of the metathoracic leg was overlooked by the earlier writers, who designated the true coxa *cx*

(Fig. 16) as the "trochanter", and interpreted the membranous region between the true coxa and the pleural region, as the "coxa".

The femur may be broadly joined to the apex of the trochanter (in which case, the line of union is transverse) or the femur may be joined to the side of the trochanter (in which case the line of union is oblique). These features are made use of in the classification of the Coleoptera, and other insects.

In the Myrientomata (Fig. 20) among the Apterygota, and in the Plecoptera (Fig. 21) among the Pterygota, the trochanter, *tr*, is reduced to a narrow ring above the femur. In some insects, the trochanter may be broader than long, while in others it is longer than broad. In the Carabidae, it is unusually large and well developed.

In certain Hymenoptera, designated as the Ditrocha, the so-called trochanter consists of two parts, a proximal and a distal trochanter (Fig. 23, *ptr* and *dtr*). The distal trochanter *dtr* is always very closely connected with the femur, and is considered by many as a portion of the femur demarked by a constriction, while others regard it as a portion of the trochantin, which itself may be a "constricted-off" portion of the femur. In the larvae of certain Odonata (*Agrion*) the trochanter appears to be marked off into two regions, and indications of a similar demarkation occur in the larvae of certain Coleoptera (*Dytiscus*) and Trichoptera (*Ithytrichia*). A small proximal region (not shown in Fig. 18) is marked off in the trochanter of *Machilis*, but this does not seem to be entirely homologous with the proximal region of the trochantin described in the above mentioned insects. The views as to the homologies of the trochanter in different arthropods will be discussed in the second part of this paper.

Interpretations of other investigators.

One of the most important of the earlier works dealing with homologies of the parts of the leg of an insect, as compared with those of other arthropods, is the article by HANSEN, 1893. According to HANSEN, the trochantin (or the "pseudo-trochantin") of an insect, is homologous with the coxopodite of the leg of a crustacean, while the insect's coxa would be homologous with the crustacean's basipodite, etc. HENNEGUY, 1904, however, proposes the method of comparison given in the appended table.

Insect	Crustacean
Coxa	Coxopodite
Trochanter	Basipodite
Femur	First segment of endopodite
Tibia	Second segment of endopodite
Tarsus	Remainder of endopodite

Since HENNEGUY believes that the coxa of an insect is homologous with the coxopodite of a crustacean, he maintains that the styli, or appendages borne on the meso- and metathoracic coxae of *Machilis* (Fig. 18), correspond to the epipodite (i. e. the appendage of the coxopodite) of the Crustacea. HANSEN, 1893, however, together with JOURDAIN, 1888, and WOOD-MASON, 1879, considers that the styli represent the exopodite of the Crustacea. HAASE, 1889, regards the styli as cuticular appendages belonging in the same category with the tibial spurs, and other cuticular appendages. BANKS, 1893, is of the opinion that the styli represent the vestigial legs of a second subsegment which enters into the composition of the typical thoracic segment; but this view is entirely fanciful, and the same may be said of those theories in which it is maintained that the abdominal styli represent vestigial legs. A comparison of the parts of an insect's leg, with those of the legs of other arthropods, has been made by BOERNER, GRÜNBERG, SILVESTRI, VERHOEFF, and WALTON, whose writings are listed in the appended bibliography.

MIALL & DENNY, 1886, have suggested that the trochantin and the pleural sclerites of the roach are "two basal leg joints which have become adherent to the thorax". HEYMONS, 1889, has likewise come to a somewhat similar conclusion from his study of the embryos of certain Hemiptera. Thus, he states that while the epimeron (which he designates as the "pleurit") of the nymph of *Nepa*, is in no wise connected with the leg region, from the embryological standpoint, the „subcoxa", on the other hand (i. e. the episternum together with the pre-coxal bridge connecting it with the sternum) is in reality the basal portion of the leg.

In attempting to compare these parts of the thorax of *Nepa*, with the sclerites of the Blattidae, HEYMONS comes to some very remarkable conclusions. Thus, he regards the "subcoxa" (i. e. the episternum and the pre-coxal bridge connecting it with the sternum) of the mesothorax of *Nepa*, as the representative of both episternum and epimeron of the mesothorax of the Blattidae; and he then comes

to the remarkable conclusion that the the epimeron of the mesothorax (which he terms the "pleurit") of *Nepa*, represents both the episternum and epimeron of the metathorax of the Blattidae. The mesothoracic epimeron of *Nepa* is thrown into a fold by the forward shifting of the region behind it, and overlaps the metathoracic epimeron, which escaped HEYMONS' attention entirely, although it may be readily seen upon raising the flap-like fold of the mesothoracic epimeron.

There is such a flattening, shifting, and distortion of the sclerites in the insects upon which HEYMONS bases his conclusions, that he was completely deceived as to the interpretation of these sclerites, thus illustrating how easy it is to be misled in dealing with the ill-defined sclerites of the embryo. On this account there would seem to be considerable ground for doubt as to whether the region which HEYMONS terms the "subcoxa" is really a basal portion of the leg, or is merely a portion of the pleural region, which in the embryonic stages it not clearly demarked from the leg region; for the leg is closely connected with the pleuron in the embryonic stages, and the sutures which demark the sclerites are not usually apparent in the early stages of development.

It will be at once apparent to anyone who will glance at HEYMONS' figure of the thorax of *Nepa*, that the region which he designates as the "subcoxa", is merely the episternum, together with the pre-coxal bridge connecting it with the sternum. As a result of HEYMONS' mistake concerning the homologies of the "subcoxa" in other insects, however, there has been a great deal of speculation as to what plate should be designated as the subcoxa in insects in general. Thus, BOERNER states that the subcoxa is the equivalent of his "merosternum", while VERHOEFF maintains that it is equivalent to his "coxopleure" together with the trochantin, and ENDERLEIN claims that it is the trochantin alone. PRELL applies the term subcoxa to the "pseudo-trochantin" of the Myrientomata, apparently using the term subcoxa as a synonym of trochantin. BERLESE and many other recent investigators have adopted ENDERLEIN's method of applying the designation "subcoxa" to the trochantin, although there is no apparent advantage to be gained by so doing. The term trochantin (or trochantinus) has been applied to the sclerite in question by entomologists the world over, for the past ninety years, and is understood by everyone. It thus has everything to recommend it, while the term subcoxa is not even appropriate, for

the trochantin is supra-coxal (i. e. above, or dorsal to the coxa) and is therefore not sub-coxal (i. e. below, or ventral to the coxa) in position! Furthermore, it is extremely doubtful that the trochantin is a basal portion of the leg, as is maintained by those who term it the "subcoxa", and as is implied by the latter designation. On this account, the application of the term "subcoxa" to the trochantin, is not only useless, but misleading.

Of the varied and heterogeneous collection of sclerites to which BERLESE, 1909, applies the designation "subcoxe o trochantini", only the plate which he terms the "subcoxe" in his fig. 197 of *Acridium* (i. e. the plate labeled *sc* in Fig. 16, of the present paper) is appropriately designated, since it is the only one situated ventral to, or below the coxa (i. e. is sub-coxal in position). This sclerite, however, is merely a region of the sternum, and is not at all homologous with the plate which BERLESE calls the "subcoxe o trochantini" of the meso- and metathorax in his fig. 196 of *Gryllus* (i. e. a plate homologous with the plate designated as *1st* in Figs. 3 and 19, of the present paper). Furthermore, the plate which BERLESE terms the "subcoxe o trochantini" in his fig. 185 of the thorax of *Cicada* (i. e. *tn* of Figs. 10 and 12 of the present paper) is not homologous with either of the above mentioned sclerites. It is apparent that the term subcoxa cannot be applied to all of these different sclerites without creating confusion, so that it is preferable to restrict the term subcoxa to the episternum, together with the pre-coxal bridge connecting it with the sternum, as was done by HEYMONS, 1889 (who introduced the term subcoxa), and to apply the term trochantin only to the sclerite so designated in the present paper.

JORDAN, 1902, considers that the upper marginal region of the coxa, *cm* (Fig. 6) in certain Trichoptera, represents the trochantin. The trochantin, however, is included in the region designated as *ptn* in Fig. 6, since this region includes the projection articulating with the coxa, while the marginal region *cm* of Fig. 6, is merely the upper portion of the veracoxa, *vc*, and is homologous with the sclerite designated as *cm* in Figs. 9, 8, 3, 2, etc.

The composite region *ptn* of Fig. 8 (of *Corydalis*) is designated as the trochantin alone by SNODGRASS, 1909, who is consequently forced to assume that the small plate *aes* (Fig. 8) represents the entire episternum (*es*, of Figs. 1, 2, 3, etc.). It has already been shown, however, that the homologue of the episternum always extends from the top to the bottom of the pleural plate, so that the sclerite

acs is merely the upper portion of the episternum, while the lower portion of the episternum has united with the trochantin and the narrow marginal region called the antecoxale (*ac* of Figs. 1 and 2) to form the composite region *ptn* of Fig. 8.

LOWNE, 1890—1892, likewise homologizes a portion of the episternum (which he designates as the “epitrochlea”) with the trochantin, in the prothorax of the blowfly. He is mistaken, however, in his statement that this “epitrochlea is certainly the trochantin of AUDOUIN and the rotula of STRAUS DURCKHEIM”, for his “epitrochlea” corresponds in part to the prothoracic episternum.

COMSTOCK & KOCHI, 1902, consider that the posterior region of the trochantin designated as *pt*, in Fig. 2 (of the present paper) represents the entire trochantin in the meso- and metathorax of the roach, and that the anterior region of the trochantin, *at*, represents the “antecoxal piece”. The designation „antecoxal piece”, however, is always applied by other writers, to the sclerite *ac* (Fig. 2, and 1) in the roach, as is done by WALTON, 1900, although this sclerite is not strictly homologous with the so-called “antecoxal piece” of the Coleoptera, which is a sternal subdivision. The true antecoxal piece, or antecoxale, *ac*, of the roach (Fig. 2) is termed the “second antecoxal piece” by COMSTOCK & KOCHI. The terms “antecoxal piece” and “second antecoxal piece”, would imply that the two sclerites were either parts of the same plate, or at least had points in common, but the sclerites *ac* and *at* (Fig. 2) have nothing whatsoever in common, since *at* is the anterior portion of the trochantin *tn* (compare with Fig. 3), while *ac* is the posterior marginal region of the pre-coxal bridge connecting the episternum with the sternum. It is therefore preferable, if confusion is to be avoided, to restrict the designation „antecoxal piece” (or antecoxale) to the sclerite *ac* (Figs. 1 and 2) as is done by other writers and to term the anterior region of the trochantin, *at*, the anterior trochantin, or antetrochantin (instead of designating it as the “antecoxal piece”) while the posterior region of the trochantin *pt*, instead of being designated as the entire trochantin, should be termed the posterior trochantin, or the postrochantin.

In his fig. 120 of the prothorax of the roach *Blabera* (which he uses to illustrate the sclerites of the Blattidae) SHARP, 1895, designates the true epimeron (*em* of Fig. 1, of the present paper) as a “fold of the pronotum”, while the basal portion of the entire trochantin (i. e. *bt*, of Fig. 1), he thinks is the “epimeron”, and the

detached distal portion of the trochantin *tnl* (of Fig. 1), he designates as the entire trochantin. VERHOEFF, 1902, and SNODGRASS, 1908—1909, have followed SHARP in designating the detached distal portion of the trochantin, *tnl* (Fig. 1) as the entire trochantin, in the prothorax of the roach, but they regard the basal region of the trochantin *bt* (Fig. 1) as a portion of the episternum, instead of interpreting it as the epimeron (as was done by SHARP). A careful study of the trochantin in all three thoracic segments, however, clearly shows that the region *bt* (Fig. 1) is the basal portion of the prothoracic trochantin, and that the plate *tnl* (Fig. 1) is the detached distal portion of the trochantin, instead of being the entire trochantin, as others would interpret it.

AUDOUIN's erroneous statement that the trochantin articulates with the epimeron (instead of articulating with the episternum, as is actually the case) and the fact that AUDOUIN, 1824, labeled the posterior region of the metathoracic coxa as the "trochantine", in his figure of the sclerites of *Dytiscus*, is apparently responsible for the mistaken designation of the posterior portion of the metathoracic coxa (*m*, of Fig. 24, of the present paper) as the "trochantin", by COMSTOCK, 1913, in his fig. 611 of the beetle *Enchroma*. The same misleading statement of AUDOUIN's is apparently responsible for the fact that PACKARD, 1898, designates the meron of the meso- and metathoracic coxae as the "trochantine", in his fig. 90, of the thorax of the moth *Telea*, although PACKARD may have been influenced in this matter, by the fact that WESTWOOD, 1832, in his figure of *Telea* (tab. 121) designates the meron of this insect as the "trochantine".

In his fig. 89 of *Melanoplus*, PACKARD designates the posterior portion of the pro- and mesothoracic coxae as the "trochantine", and likewise applies the term trochantine to the membranous region between the true coxa (called the "trochanter" by PACKARD) and the pleural region, in the metathorax of this insect. It is unfortunate that this misinterpretation of the sclerites has not been noted or rectified before, since PACKARD's figure of the grasshopper has been widely adopted, to illustrate the anatomy of this insect.

NEWPORT, 1839, applied the term trochantin, to the anterior portion of the coxa (or to the veracoxa, *vc*, when the latter is clearly marked off from the remainder of the coxa), and restricts the designation coxa, to the posterior portion of the coxa (or to the meron, when the latter is clearly demarked from the remainder of the coxa). PACKARD, 1883, was apparently influenced by NEWPORT's

ideas concerning the interpretation of the parts of the coxa, in his earlier work, for in the paper published in 1883, PACKARD usually designates the anterior portion of the coxa (or the veracoxa) as the "trochantine"; and restricts the term coxa to the posterior portion of the coxa (or to the meron), thus reversing the order which he uses in his later work, in which he applies the term coxa to the anterior portion of the coxa, and the term trochantine to the posterior portion of the coxa. In some insects, such as *Corydalis*, PACKARD, 1883, calls the meron, the "infra-epimerum" (see tab. 64, figs. 2 and 3, of PACKARD's work), apparently not recognizing the true nature of the sclerite in question, in the different insects. Indeed, PACKARD has hopelessly confused the homologies of the sclerites in his earlier work, and his figures are frequently so inaccurate as to make it extremely difficult to determine exactly what sclerite he intended to portray. In general terms, however, it may be said that he regarded the true trochantin as one of the three subdivisions of which he thought the episternum is composed (e. g. as in his fig. 13, tab. 32, of the thorax of the roach *Periplaneta*).

It is possible that the fact that PACKARD, 1883, designated the meron as the "infra-epimeron" in such insects as *Corydalis*, may have given rise to the idea that the meron is a detached lower portion of the epimeron, which has become adherent to the coxa. At any rate, KOLBE, 1893, who terms the meron a "stützendes Hüftstück" (i. e. a supporting coxal piece) in his fig. 168 of the hind leg of *Panorpa*, states that it appears to be a process of the epimeron, which has become demarked from the remainder of the epimeron, by the formation of a suture. KOLBE, however, expressly states that this "stützendes Hüftstück" is different from the "Hüftangel" or trochantin, while SHARP, 1895, who likewise designates the meron as a "coxal fold of the epimeron" in his fig. 58, of the hind leg of *Panorpa*, states that it "may possibly be the homologue of the trochantin of some insects". SNODGRASS, 1909, likewise maintains that the meron is a detached portion of the epimeron, which has become adherent to the coxa, on the ground that in the pupal stages of *Corydalis*, the meron is not sharply demarked from the epimeron, but becomes first marked off in the adult stage. To this argument, it might be replied that in the far more primitive forms, such as the Blattidae, the meron is clearly a portion of the coxa, and is distinctly separated from the epimeron. It is imper-

fectly demarked from the remainder of the coxa in the early stages of development in the Blattidae, thus clearly showing that it is merely a demarked posterior region of the coxa in these lower insects, while in the higher forms, such as the Panorpidae and Diptera, the meron becomes secondarily united with the epimeron. On this account, it would be merely reversing the evolutionary sequence to regard the meron as a detached lower portion of the epimeron which has become adherent to the coxa, rather than to regard it as a posterior region of the coxa which has become closely attached to the epimeron in the higher insects. In order to emphasize the fact that the meron is merely a portion of the entire coxa, we have proposed the term *merocoxa* for the region in question, while the anterior portion of the coxa is designated as the *veracoxa*.

In the lower Diptera, such as the Tipulidae (Figs. 14 and 15), the meron *me*, occupies the characteristic position with reference to the remainder of the coxa, and the same group of muscles are attached to it as are attached to the meron in other insects, yet BRAUER, 1882, calls the meron of the mesothoracic coxae, the "meta-sternum", apparently being misled by WESTWOOD, 1832, who makes a similar mistake in his figure of *Tipula* (tab. 122). SNODGRASS, 1909, likewise regards the meron as the posterior region of the sternum (but of the mesothorax instead of the metathorax) in the lower Diptera, and BERLESE, 1909, has the same idea concerning the meron of the Lepidoptera, since he terms it the "sternello" (i. e. sternellum) in his fig. 182 and 183 of *Sphinx*.

In the higher Diptera (Fig. 11) the meron has united with the lower portion of the epimeron to form the composite region *mpl*, which is invariably misinterpreted by all Dipterologists. Thus HAMMOND, 1880, regards it as the entire epimeron; PETRI, 1899, terms it the poststernum (i. e. the posterior region of the mesosternum); SNODGRASS, 1909, designates it as the posterior portion of the sternum (of the mesothorax); WESTWOOD, 1832, KUENKEL D'HERCULAIS, 1875—1881, BRAUER, 1882, LOWNE, 1890—1892, PACKARD, 1898, HEWITT, 1907—1910, and many others, regard this mesothoracic region (i. e. *mpl* of Fig. 11) as the sternum of the metathorax; and OSTEN-SACKEN, 1884, together with WILLISTON, 1908, and many recent Dipterologists, apparently regard it as a portion of the metathorax, which they designate as the "hypopleura". A study of the musculature, however, and a comparison of the sclerites in a series of intermediate forms, clearly shows that the region *mpl*

(Fig. 11) is merely the mesothoracic meron united with the lower portion of the mesothoracic epimeron, and is therefore neither metathoracic, nor sternal. On this account, the term meropleurite (CRAMPTON, 1914) has been here retained for the region in question, to indicate that it is the meron together with a portion of the pleuron (lower portion of the epimeron).

As may be seen from the foregoing discussion, the meron has been interpreted in the most varied and astonishing fashion in different insects, by different entomologists, and various designations from the "pesella" (applied to the meral spur in the metathorax of the Cicadas, *me*, of Fig. 12) of KIRBY & SPENCE, 1828, to the meron of WALTON, 1900, have been applied to it. WALTON terms the anterior region of the coxa, *ve*, the "coxa genuina", but it is preferable to designate it by a single term such as eucoxa or veracoxa (CRAMPTON, 1914), and to term the meron the "merocoxa", if it is desirable to indicate that it is a portion of the coxa.

WALTON's idea that the meron represents the vestigial leg of a second subsegment entering into the composition of the meso- or metathorax is, of course, purely fanciful, since there is no evidence, embryological or otherwise, that each segment is composed of two fused subsegments; and BANKS' theory that the styli, borne on the meso- and metathoracic coxae of such insects as *Machilis*, represent the vestigial legs of a second subsegment, belongs in the same category.

KIRBY & SPENCE, 1826—1828, Vol. 3, p. 579 confuse the posterior coxae of *Dytiscus*, with the metasternum. It would appear that they have taken this idea from DE GEER, since the footnote to p. 579, in which they refer to "DE GEER iv. t. iv. f. 3. dd. ee." apparently has reference to this usage by DE GEER, although the work in question is not accessible to us for determining this point.

As was mentioned above, PACKARD, 1898, terms the metathoracic coxa of the grasshopper, the "trochanter". It is doubtful, however, that in so doing he was influenced by the fact that in the prothorax of *Tipula* (tab. 122) WESTWOOD, 1832, applies the term "trochanter" to the coxa. It would appear that WESTWOOD did not appreciate the true nature of the trochanter, since he applies this term to the veracoxa in the mesothorax of *Tipula* and *Telea* (tab. 122 and 121).

LANGER, 1860, regards the trochanter as an "epiphysis" of the femur, and GERSTAECKER suggested that in the Hymenoptera *Ditrocha*,

the distal trochanter is a portion of the femur demarked by a constriction, and VERHOEFF, 1902, arrived at the same conclusion from his study of the musculature. VERHOEFF considers that the distal region of the trochanter of insects (which he terms the praefemur) is the homologue of the femur of Chilopods, while the proximal region of the trochanter of insects, he thinks represents the true trochanter. This view, however, is combatted by GRUENBERG and BOERNER. GRUENBERG interprets the division of the trochanter into two regions in the Odonata, etc., as the result of the formation of an internal ridge for the stiffening of the trochanter, and states that the two regions thus formed in the trochanter of the Odonata are not strictly homologous with the two subdivisions of the trochanter of such insects as *Machilis*.

According to BORDAGE, 1898, the trochanter was originally a distinct segment in the ancestors of the Phasmids, but, due to the stress and strains experienced by these insects in the process of moulting (during which the legs are frequently pulled off) the region between the trochanter and femur became hardened and more strongly chitinized, leaving merely a constriction demarking the trochanter from the femur. It is impossible, however, in the present state of our knowledge concerning it, to decide as to the correctness of these theories concerning the nature of the trochanter.

Bibliography.

1885. AMANS, Comparaison des organes du vol dans la série animale, in: *Ann. Sc. nat.* (6), Zool., Vol. 19, p. 1—222, tab. 1—8.
1888. —, Comparaison des organes de la locomotion aquatique, *ibid.* (7), Vol. 6, p. 1—164, tab. 1—6.
1820. AUDOUIN, Recherches anatomiques sur le thorax des animaux articulés, in: *Nouv. Bull. Soc. philom.*, Mai, 1820, p. 72—73.
1821. — (Same title), in: *Ann. gén. Sc. phys.* Bruxelles, tab. 7, p. 396.
1821. —, L'anatomie comparative des parties solides des Insectes. Présentée par CUVIER, *ibid.*, Vol. 7.
1824. —, Recherches anatomiques sur le thorax des animaux articulés, in: *Ann. Sc. nat.*, Vol. 1, p. 97—135, 416—432, tab. 8.
1832. —, Exposition de l'anatomie du thorax. Par W. S. MACLEAY, accompagnée de notes par AUDOUIN, *ibid.*, Vol. 25 (1).
1893. BANKS, Notes on the Thorax of Insects and Chilopods, in: *Amer. Natural.*, Vol. 27, p. 400.
1909. BERLESE, *Gli Insetti*, Milano, 1906—1909.
1902. BOERNER, Die Gliederung der Laufbeine der Atelocerata HEYMONS', in: *SB. Ges. naturf. Freunde Berlin*, Jg. 1902, 18. Nov.
1903. —, Über Mundgliedmaßen der Opisthogoneata, *ibid.*, Jg. 1903, p. 58—74, 8 Figs.
1903. —, Über die Beingliederung der Arthropoden, *ibid.*, Jg. 1903, p. 272—341, 27 Figs.
1904. —, Zur Klärung der Beingliederung der Ateloceraten, in: *Zool. Anz.*, Vol. 27, p. 226—243, 5 Figs.
1898. BORDAGE, Sur le mode probable de la formation de la soudure femorotrochantérique chez les Arthropodes, in: *CR. Soc. Biol. Paris* (10), Vol. 5, No. 28, p. 839—842.
1899. BORDAGE, On the probable mode of formation of the fusion between the femur and trochanter in Arthropoda, in: *Ann. Mag. nat. Hist.* (7), Vol. 3, p. 159—162.

1882. BRAUER, Ueber das Segment mediaire LATREILLE, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Vol. 75, Abt. 1, p. 218—241, tab. 1—3.
1844. BRULLE, Recherches sur les transformations des appendices dans les Articulés, in: Ann. Sc. nat., Vol. 2, p. 271—374, 1 Pl.
1913. COMSTOCK, A manual for the study of Insects, Ithaca, 1913.
1902. COMSTOCK and KOCHI, The skeleton of the head of Insects, in: Amer. Natural., Vol. 36, p. 13—45, 29 Figs.
1908. CRAMPTON, Ein Beitrag zur Homologie der Thorakal-Sklerite der Insekten, Inaug.-Diss., Berlin.
1909. —, A contribution to the comparative morphology of the thoracic sclerites of Insects, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, Jan. 1909, p. 3—54, tab. 1—4, 21 Textfigs.
1914. —, The ground plan of a typical thoracic segment in winged Insects, in: Zool. Anz., Vol. 44, No. 2, p. 56—67, 1 Textfig.
1914. —, Notes on the thoracic sclerites of winged Insects, in: Entomol. News, Vol. 25, p. 15—25, 1 plate.
1914. —, On the misuse of the terms parapteron, hypopteron, tegula, squamula, patagium, and scapula, in: Journ. New York entomol. Soc., Vol. 22, p. 248—261, tab. 6.
1915. —, Suggestions for the standardizing of entomological terms, in: Ann. Amer. entomol. Soc., March, 1915.
1884. DAHL, Beiträge zur Kenntniss des Baues und der Functionen der Insektenbeine, Inaug.-Diss., Kiel. Also published in: Arch. Naturg., Jg. 50, 1884, p. 146—193, 3 Pls.
1886. GRABER, Die äusseren mechanischen Werkzeuge der Thiere, Theil 2, Wirbellose Thiere, p. 175—182, 208—210.
1903. GRUENBERG, Über die Homologie des Trochanters bei Chilopoden und Insekten, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1903, p. 74—81, 8 figures in one plate.
1889. HAASE, Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden, in: Morph. Jahrb., Vol. 15.
1881. HAMMOND, On the thorax of the Blow-fly, in: Journ. Linn. Soc. London, Zool., Vol. 15, p. 9—31.
1893. HANSEN, Organs and characters in different orders of Arachnids, in: Entomol. Meddel., Vol. 4, 1893.
1893. —, Zur Morphologie der Gliedmassen und Mundtheile bei Crustaceen und Insekten, in: Zool. Anz., Jg. 16, 1893.
1904. HENNEGUY, Les Insectes, Paris 1904.
1907. HEWITT, The structure, development and bionomics of the Housefly, in: Quart. Journ. micros. Sc., Vol. 51, p. 395—448, tab. 22—24.
1910. —, Same, printed in book form.
1899. HEYMONS, Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten, in: Abh. Leop. Carol. Akad. Naturf., Vol. 74, No. 3.
1823. HOME, The feet of different Insects. Lectures on comparative Anatomy, London, Vol. 4, tab. 83.

1851. INMAN, On the feet of Insects, in: Proc. Liverpool lit. sc. Soc., No. 6, 1851.
1902. JORDAN, Das Mesosternit der Tagfalter, in: Verh. 5. internat. Zool.-Congr., Berlin, 1901, p. 816—829, tab. 1—3.
1888. JOURDAIN, Sur le Machilis maritima, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 106.
1826. KIRBY and SPENCE, Introduction to Entomology, Vol. 3.
1893. KOLBE, Einführung in die Kenntniss der Insekten, Berlin 1893.
1881. KUENKEL D'HERCULAIS, Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles, Paris 1875—1881.
1860. LANGER, Ueber den Gelenkbau bei den Arthrozoen, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, phys.-math. Kl., Vol. 18, 1860, p. 99—140, 3 Pls.
1873. LIEBE, Die Gelenke der Insekten, in: Programm Gymnas. Chemnitz, 1 Plate.
1892. LOWNE, The anatomy, physiology, morphology, and development of the Blowfly, London 1890—1892.
1886. MIALLE and DENNY, The structure and life history of the Cockroach, London.
1839. NEWPORT, Article Insecta, in: TODD's Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, Vol. 2.
1884. OSTEN-SACKEN, An essay on comparative chaetotaxy, in: Trans. entomol. Soc. London.
1883. PACKARD, Chapter XI of the Third Report of the U. S. entomol. Commission, Washington, 1880—1883, p. 286—345, tab. 23—64.
1898. —, Textbook of Entomology, New York.
1899. PETRI, I muscolo delle ali nei ditteri e negli imenotteri, in: Bull. Soc. entomol. Ital., Vol. 31, p. 3—42, tab. 1—3.
1912. PRELL, Gliederung und eigne Muskulatur der Beine von Acerentomon und Eosentomon, in: Zool. Anz., Vol. 40, p. 33—50.
1913. —, Das Chitinskelett von Eosentomon, in: Zoologica, Heft 64, p. 1—58, 6 Pls.
1860. ROSSMAESSLER, Das Bein der Insekten, in: Aus der Heimath, Jg. 1860, 3. Kap., p. 327—334, with Fig.
1895. SHARP, Insects, in: Cambridge Natural History, Vols. 5 and 6, London, 1895—1899.
1903. SILVESTRI, Acari, Myriopoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta, Classis Diplopoda. Anatomia, pars 1a, Portici 1903.
1908. SNODGRASS, A comparative study of the thorax in Orthoptera, Euplexoptera, and Coleoptera, in: Proc. entomol. Soc. Washington, Vol. 9, p. 95—108, tab. 2—5.
1909. —, The thorax of Insects and the articulation of the wings, in: Proc. U. S. nation. Mus., Vol. 36, p. 511—495, tab. 40—69.

1843. SPEYER, Untersuchung der Beine der Schmetterlinge, in: *Isis*, 1843, p. 161—207, 243—264.
1861. SUNDEVALL, Om Insekternas extremitæter samt deras hufoud och munddellar, in: *Vetensk. Akad. Handlingar*, Vol. 3, No. 9, 1861.
1869. TARGIONI TOZZETTI, Sulla composizione delle zampe del *Gyrinus natator*, in: *Bull. Soc. entomol. Ital.*, Vol. 2, p. 125, with plate.
1902. VERHOEFF, Zur vergl. Morphologie der Coxalorgane und Genitalanhänge der Tracheaten, in: *Zool. Anz.*, Vol. 26, p. 60.
1902. —, Vergleichende Morphologie der Laufbeine der Opisthogoneata, in: *Nova Acta Leop. Carol Akad. Naturf.*, Vol. 81, No. 2, p. 65—73, tab. 7.
1903. —, Über Tracheaten-Beine, 2. Aufsatz, in: *Zool. Anz.*, Vol. 26, p. 205—214, 10 Figs.
1903. —, Über Tracheaten-Beine, 3. Aufsatz, in: *SB. Ges. naturf. Freunde Berlin*, Jg. 1903, p. 82—103, 2 Plates.
1903. —, Über Tracheaten-Beine, 4. u. 5. Aufsatz, in: *Nova Acta Leop. Carol. Akad. Naturf.*, Vol. 81, No. 4.
1904. —, Über Tracheaten-Beine, 6. Aufsatz, in: *Arch. Naturg.*
1832. WESTWOOD, Figures of Insects in GRIFFITH's translation of "Le Règne Animal" by CUVIER, 1828.
1900. WALTON, The basal segments of the Hexapod leg, in: *Amer. Natural.*, Vol. 34, p. 267—274, 6 Figs.
1899. WILLEM, Recherches sur les Collemboles et Thysanoures, Ghent, 1899.
1879. WOOD-MASON, Morphological notes bearing on the origin of Insects, in: *Trans. entomol. Soc. London*.
1908. WOODWORTH, The leg tendons of Insects, in: *Amer. Natural.*, Vol. 42, p. 452—456.
-

Explanation of Plate.

The subscripts 1, 2, and 3, denote that the sclerite in question belongs to the pro-, meso-, or metathorax.

- a* Pleural fulcrum of the coxa
- ac* Antecoxale, or antecoxal piece
- aes* Anepisternum, or upper region of episternum
- at* Antetrochantin, or anterior region of trochantin
- b* Apex of trochantin
- bt* Basitrochantin, or basal portion of trochantin
- c* Sternal fulcrum of coxa
- cm* Coximarginale, or marginal region of coxa
- cx* Coxa
- cxi* Coxite, or detached plate of coxa
- dtr* Distal trochanter
- em* Epimeron
- es* Episternum
- fe* Femur
- g* Pleural suture
- hem* Hypoepimeron, or lower region of epimeron
- ip* Interpleurite
- jc* Juxtacoxale
- l* Coxal suture
- lpl* Lateropleurite
- lst* Laterosternite
- m* Posterior region of coxa, not strictly homologous with meron
- me* Merocoxa, or meron
- mpl* Meropleurite, or fusion product of meron and lower portion of epimeron
- per* Pericoxale, or pericoxal ring
- ppl* Pteropleurite, or upper region of epimeron

- pst* Pseudo-trochantin
pt Posttrochantin, or posterior portion of trochantin
ptn Pleurotrochantin, or fusion product of lower portion of episternum,
 etc. with the trochantin. It is also called katepisternum
ptr Proximal trochanter
sc Sternocoxale
sl Sternal lobe (lobisternite)
spl Sternopleurite
st Sternum
stg Styliform appendage of coxa
tn Trochantin
tnl Trochantinelle, or detached distal portion of trochantin
tr Trochanter
vc Veracoxa, or anterior region of coxa

Plate 1.

- Fig. 1. Prothorax of a Blattid (*Periplaneta*), lateral view.
 Fig. 2. Mesothorax of a Blattid (*Ischnoptera*), lateral view.
 Fig. 3. Mesothorax of a Termite (*Termes*), lateral view.
 Fig. 4. Mesothorax and metathorax of a Panorpid (*Panorpa*),
 lateral view.
 Fig. 5. Metathorax of a Trichopteron (*Halesus*), lateral view.
 Fig. 6. Mesothorax of a Trichopteron (*Halesus*), lateral view.
 Fig. 7. Metathorax of a Lepidopteron (*Anosia*), lateral view.
 Fig. 8. Mesothorax of a Neuropteron (*Corydalid*), lateral view.

Plate 2.

- Fig. 9. Mesothorax of a Neuropteron (*Corydalid*), ventral view.
 Fig. 10. Mesothorax of a Cicada (*Cicada*), lateral view.
 Fig. 11. Mesothorax and metathorax of a Syrphid (*Spilomyia*),
 lateral view.
 Fig. 12. Metathorax of a Cicada (*Cicada*), lateral view.
 Fig. 13. Mesothorax of a Neuropteron (*Mantispa*), lateral view.
 Fig. 14. Mesothorax and metathorax of a Tipulid (*Tipula*), late-
 ral view.
 Fig. 15. Mesothoracic coxa of a Tipulid spread out to show relation
 of parts, lateral views.

Plate 3.

- Fig. 16. Metathorax of an Acridid (*Rhomalea*), ventral view.
 Fig. 17. Mesothorax of an Acridid (*Rhomalea*), ventral view.

Fig. 18. Mesothoracic leg of *Machilis*, based on figure by VERHOEFF, 1902.

Fig. 19. Mesothorax of a Forficulid ventro-lateral view.

Fig. 20. Mesothorax of *Eosentomon*, based on figure by PRELL, 1913.

Fig. 21. Prothorax of a Perlid (*Perla*), lateral view.

Fig. 22. Metathorax of a Forficulid lateral view.

Fig. 23. Metathoracic leg of an Ichneumon, lateral view.

Fig. 24. Metathorax of *Dytiscus*, ventral view.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über Eientwicklung bei den Cocciden.

Von

Walther Emeis.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Kiel.)

Mit Tafel 4–6 und 1 Abbildung im Text.

Untersuchungen über die Eientwicklung bei den Cocciden besitzen wir merkwürdigerweise nur aus früheren Jahren, in denen die Anwendung der modernen Schnittmethoden noch nicht bekannt war. Sie geben infolgedessen die in Betracht kommenden Verhältnisse nur in recht rohen Umrissen wieder und versuchen zugleich, sie ohne weiteres in die für höhere Insecten geltenden einzuordnen. So ist es denn wohl zu erklären, daß die bei Cocciden tatsächlich vorhandenen Abweichungen in dem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte von KORSCHULT u. HEIDER keine besondere Erwähnung gefunden haben. Die wenigen Arbeiten älterer Forscher, die sich mit der Eientwicklung der Cocciden befaßten, möchte ich kurz erwähnen.

Die ältesten und freilich auch ungenauesten Angaben verdanken wir LEXDIG (21). Als Material für seine Untersuchungen diente ihm *Lecanium hesperidum*. Er beschreibt zugleich den allgemeinen Bau der weiblichen Geschlechtsorgane dieser Art und versucht dann auf Grund der verschieden alten Entwicklungsstadien von Eiern, die er vorfindet, eine Entwicklungsreihe aufzustellen, die aber von vornherein als verfehlt angesehen werden muß, weil

er Eizelle und Nährzellen in ihrer Bedeutung gänzlich verkannte. Nach seinen Feststellungen sollen nämlich die Nährzellen die eigentliche Keimscheibe darstellen. Da sich ferner bei der untersuchten Art auch Eier im Mutterleibe vorfanden, bei denen ein Keimstreif schon vollkommen ausgebildet war, suchte er die Tiere in ihrer Fortpflanzung mit den viviparen Ammenweibchen der Aphiden in Parallele zu setzen.

Letztere Auffassung veranlaßte LEUCKART (20) zu weiteren Untersuchungen, die ihn zu dem Ergebnis führten, daß man es bei den Cocciden mit echten Weibchen, die sich nur zeitweise parthenogenetisch fortpflanzen, zu tun habe. Zugleich stellte er LEYDIG's irrümliche Auffassung der einzelnen Zellelemente der Eianlage richtig, denn er erkannte die Nährzellen in ihrer eigentlichen Bedeutung und fand auch das Keimbläschen der Eizelle, das LEYDIG vollkommen entgangen war.

Schon ein Jahr darauf, 1859, erschien eine Arbeit von LUBBOCK, die sich mit der Frage beschäftigte, ob befruchtete und parthenogenetische Eier ihrer Entwicklung nach gleichwertig seien, eine Frage, die LUBBOCK bejahte (25). Gelegentlich dieser Untersuchungen gab er eine etwa der LEUCKART'schen Darstellung entsprechende Schilderung der Eientwicklung von Cocciden, auf deren einzelne Punkte noch später eingegangen werden wird.

Dann folgt im Jahre 1864 die viel zitierte Abhandlung von CLAUS (3), in der er Ei-, Nähr- und Epithelzellen der Eianlage auf gleiche indifferente Zellelemente des Ovariums zurückzuführen suchte und damit den Anlaß zu zahllosen Untersuchungen gab, die auch in der Gegenwart noch keinen endgültigen Abschluß gefunden haben. Er machte seine Folgerungen vor allem aus den Verhältnissen, wie er sie bei den Cocciden vorfand. Es ist daher um so seltsamer, daß die moderneren Untersuchungen diese Tiere vollkommen unberücksichtigt gelassen haben.

Nur kurze, unwesentliche Angaben über die weiblichen Geschlechtsorgane der Cocciden finden sich in einer Arbeit von WITLACZIL (37). Erwähnt sei nur, daß dieser Autor das Vorhandensein eines Nährstranges zwischen Eizelle und Nährkammer, ein Objekt, das stets deutlich in die Augen fällt, leugnet.

Es folgt schließlich nur noch eine Abhandlung von A. SCHNEIDER (31), die neben mancherlei irrigen Ansichten über die Entstehung der Geschlechtsanlage bei den Insecten auch einige wichtige Punkte betont, die das Ovarium der Cocciden von dem der meisten höheren

Insecten, soweit diese näher untersucht worden sind, unterscheiden. Auch hierauf muß noch später näher eingegangen werden.

Das Untersuchungsmaterial und seine Behandlung.

Als Material für meine Untersuchungen dienten mir vor allem *Lecanium hemisphaericum* TARG. und *Pseudococcus citri* FERN. Beide Arten fanden sich in Mengen auf den Coffea arabica-Pflanzen in Treibhäusern des hiesigen Botanischen Gartens, waren auch auf manche ihnen zusagende Pflanzen in der Nachbarschaft übergegangen. Daneben wurden weniger eingehend berücksichtigt: *Cryptococcus fagi* DOUGL., der an den Stämmen der Rotbuche in hiesiger Gegend in Massen auftritt, ferner *Lepidosaphes ulmi* FERN., eine an Stämmen von Obstbäumen nicht seltne Erscheinung.

Bei der Fixierung der Tiere ergaben sich große Schwierigkeiten. Ich begann meine Untersuchungen mit *Cryptococcus fagi*. Die Tiere dieser Art sind außen mit einer dichten Wachshülle umgeben, die das Eindringen gewöhnlicher Fixierungsmittel unmöglich macht. In wässerigen Lösungen blieben sie auf der Oberfläche schwimmen. Ich wandte daher das von VAN LEUWEN'sche Gemisch¹⁾ an, das kein Wasser, dafür aber Chloroform enthält, welch letzteres imstande ist, Wachs zu lösen. Auch diese Versuche führten zu keinem befriedigenden Resultat. Deshalb zog ich größere Arten, die der Wachshülle entbehrten, zur Untersuchung heran, zunächst *Lecanium hemisphaericum*. Die Tiere wurden, nachdem ihnen der vorderste Teil des Rumpfes abgetrennt worden war, sofort in Eisessig-Alkohol gebracht, der schnell eindringt, aber zu starke Schrumpfungen hervorruft. Bessere Resultate erhielt ich mit Sublimatalkohol nach APATHY. In gleicher Weise wie *Lecanium* wurde *Pseudococcus citri* behandelt.

Um ein recht schnelles Eindringen der Konservierungsflüssigkeit zu erzielen, zerpupfte ich in der Flüssigkeit selbst die Tiere und suchte unter dem Mikroskop mit der Pipette die größeren Ovariumstücke heraus. Mit dieser Methode erhielt ich vollkommen einwandfreie Resultate bei Anwendung von FLEMMING'scher Lösung (starkes Gemisch) als Fixierungsmittel. Selbst die feinsten Details

1)	Pikrinsäure 1% in Alkohol	6 Teile
	Formol	1 Teil
	Chloroform	1 Teil

in den Zellen blieben erhalten. Für Totalkonservierung ist diese Flüssigkeit nur bei größeren Arten anwendbar, denen man einen Teil des Rumpfes abtrennen kann. Sie dringt aber nur langsam ein und ruft im Inhalt des Körpers starke Quellungen hervor.

Als Tinktionsmittel wandte ich bei der Fixierung mit Sublimatalkohol meist Hämatoxylin nach DELAFIELD, für die Fixierung mit Osmiumsäure Eisenalaun-Hämatoxylin an. Um Chorionbildung und ähnliche Erscheinungen hervorzuheben, wurden die Schnitte zum Schluß noch in alkoholische Eosinlösung gebracht.

Allgemeine Darstellung der Eientwicklung.

Nach den schon oben genannten Untersuchungen von A. SCHNEIDER wird die Geschlechtsanlage der Cocciden jederseits unmittelbar zum Ovarium, während bei anderen höheren Insecten durch Hineinwachsen von Epithelzellen in das ursprünglich ebenfalls einheitliche Keimlager dieses in eine bestimmte Anzahl von einzelnen Bezirken isoliert wird, die jeder in eine Endkammer zu liegen kommen. Dieser Vorgang wurde von HEYMONS (14) entwicklungsgeschichtlich verfolgt. Der Umstand, daß diese Differenzierung des Keimlagers bei den Cocciden unterbleibt, führt zu weiteren wichtigen Merkmalen, die das Coccidenovarium von dem anderer Insecten unterscheidet. Die Geschlechtsanlage höhlt sich aus und wird dadurch selbst zum ableitenden Organ für die Eier. Die Eianlagen sprossen ringsherum nach außen und bilden jede nur ein Ei aus (Fig. A). Wegen ihrer Ähnlichkeit mit den Eiröhren höherer Insecten werden sie aber ohne weiteres mit diesen identifiziert. Sie unterscheiden sich von diesen in ihrer ganzen Entstehungsweise, die auch das Fehlen des sonst so charakteristischen Endfadens erklärt. Ferner ist die Zahl der Eianlagen eine unbestimmte und sehr große, ihr Alter an ein und demselben Ovarium ein ganz verschiedenes (Fig. A). Man kann an einem Ovarium alle Altersstufen finden. Die beiden zuletzt angeführten Punkte scheiden die Cocciden von den ihnen systematisch nahestehenden Aphiden, deren Eiröhren in ihrer Entwicklung mit denen anderer Insecten identisch sein sollen. Aus allen angeführten Gründen ist eine Gleichsetzung der Eianlagen der Cocciden mit den typischen Insecteneiröhren nicht angebracht, wie auch aus dem weiteren Verlauf der Arbeit hervorgehen wird.

Die einfache Schlauchform des Ovariums der Cocciden erinnert

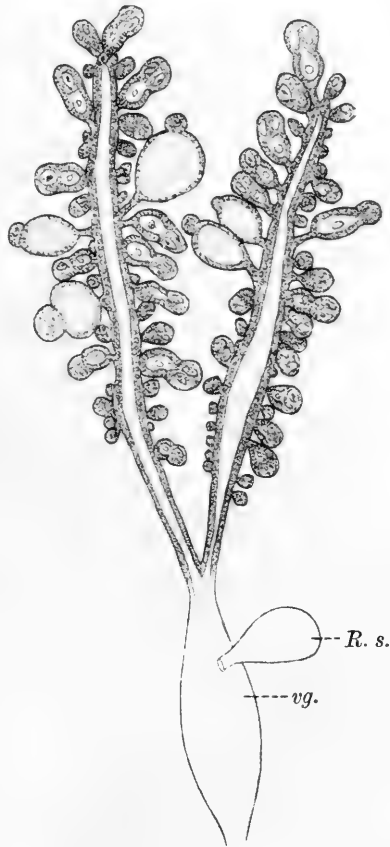
an primitive Verhältnisse, wie wir sie auch in anderen Tiergruppen wiederfinden, und drängt die Vermutung auf, daß wir es ebenso bei den Cocciden mit einem primitiven Zustande zu tun haben. Sichereres läßt sich hierüber erst aussagen, wenn man zwischen dem Ovarium der Cocciden und dem anderer Insecten mehr Übergangsstufen kennt. Soweit Untersuchungen über niedrigere Insecten vorliegen [vgl. SOMMER (32) und CLAYPOLE (4)], sind die Ovarien auch hier hohle Stränge, doch findet die Eientwicklung im Innern der Ovarialhöhlung statt.

Infolge der Aushöhlung der Ovarialanlage haben sich die Keimzellen zu einem Epithel angeordnet, das sich jederseits im Körper als langer hohler Strang entlangzieht. Außen ist das Ganze von

Fig. A.

Schematisierter Längsschnitt durch die Ovarialstränge von *Cryptococcus fagi*. (Das Keimepithel mit den aus ihm sprossenden Eianlagen.)

R. s Receptaculum seminis. vg Vagina.



einer starken Membran umhüllt (Fig. A). Schon bei schwächerer Vergrößerung sieht man in dem Epithel die rundlich ovalen Kerne liegen. Nach den Zellgrenzen dagegen suchte ich lange vergebens. Dieselben scheinen im Keimlager anderer Insecten auch nur wenig hervorzutreten, denn in vielen Fällen findet man in den in Betracht kommenden Arbeiten keine Grenzen eingetragen, sondern das Keimlager als Syncytium mit eingelagerten, zahlreichen Kernen gezeichnet. Erst bei der Konservierung mit Osmiumsäure gelang es mir, auf besonders günstigen Schnitten von *Lecanium* Zellgrenzen sichtbar zu machen (Fig. 1 u. 2).

Die Keimzellen sind von flach gewölbter Gestalt und liegen der das Keimlager umhüllenden Tunica mit breiter Basis auf. Daher täuscht ein Flächenschnitt, wie ihn Fig. 2 zeigt, ein starkes Überwiegen des Plasmas gegenüber dem Kern vor, während auf Querschnitten (Fig. 1) nach innen zu um den Kern nur eine ganz dünne Plasmahülle sichtbar wird (Fig. 1). An der Basis besitzen die Zellen einen länglich elliptischen bis rhombischen Grundriß und ordnen sich im Epithelzusammenhang sehr regelmäßig an (Fig. 2). Bei *Pseudococcus* läßt das Plasma trotz guter Konservierung nach dem inneren Lumen der Anlage zu keine scharfe Begrenzung erkennen, sondern das Ganze zeigt eine faserige Struktur ohne deutliche Zellgrenzen (Fig. 3), in der die großen Zellkerne liegen. Die Verhältnisse werden aber jedenfalls denen bei *Lecanium* entsprechen. Der Kern nimmt in den Keimzellen einen verhältnismäßig großen Raum im Zentrum ein. Er ist in der Regel rundlich-elliptisch gestaltet. Im Inneren weist er einen mehr oder weniger zentral gelegenen Nucleolus von unregelmäßigen Umrissen auf. Dieser ist von einem Kranz kleiner Chromatinpartikelchen umgeben, die der Kernmembran oft stark genähert sind. Auch diese besitzen unregelmäßige Gestalt (Fig. 1, 2 u. 3).

Nach außen ist das Keimepithel, wie erwähnt, durch eine starke Tunica abgegrenzt. Dieselbe läßt sich durch Eosinfärbung deutlich hervorheben (Fig. 1 u. 3). Bei *Pseudococcus* zeigt sie im Inneren eine faserige Struktur (Fig. 3), bei *Lecanium* dagegen erscheint sie vollkommen homogen.

Dadurch, daß das Keimepithel an der Eistielbildung älterer Eier teilnimmt, kann es kleinere Ausbuchtungen (Fig. A) und Verzweigungen treiben, die ihm aber im Gesamtaussehen nie das Gepräge eines durch den Körper ziehenden Längsstranges rauben.

Die Eientwicklung beginnt damit, daß einzelne Keimzellen durch die Tunica an die Oberfläche des Ovariums wandern (Fig. 3). An solchen Zellen läßt sich dann auch bei *Pseudococcus* eine dünne Plasmaschicht um den Kern deutlich nachweisen, wie Fig. 3 zeigt. Die innere Struktur der Zellkerne erleidet dabei zunächst noch keine Veränderung.

Der Entwicklungsgang von der einzelnen, durch die Tunica hindurchgewanderten Zelle bis zur wohlgeordneten Eianlage mit ihren drei Zellelementen, Eizelle, Nähr- und Epithelzellen, lückenlos darzustellen, war leider nicht möglich, zumal die in Betracht kom-

menden Gebilde sehr klein sind. Es lassen sich aber aus den gefundenen Resultaten einige allgemeinere Schlüsse ziehen.

Zunächst macht sich in der ausgewanderten Keimzelle eine starke Färbbarkeit des Chromatins als fast schwarz gefärbte Kugel innerhalb der Zelle bemerkbar. Dann erfolgt jedenfalls eine Teilung in eine größere Anzahl Zellen, denn man sieht einen ungeordneten Haufen außerhalb der das Keimepithel umhüllenden Membran liegen, von denen viele im Innern zusammengeballtes Chromatin aufweisen (Fig. 4). Deutliche Zellteilungsfiguren lassen sich nur in ganz seltenen Fällen erkennen. Die einzelnen Zellen in solcher Anhäufung sind nicht alle an Größe genau gleich, auch ist das zusammengeballte Chromatin in ihnen bald ein wenig heller, bald fast schwarz, vielleicht eine Folge ungleicher Differenzierung. Im ersteren Falle sieht man es umgrenzt von einer schwarzen Linie, die oft knotige Verdickungen zeigt (Fig. 4). Kerngrenzen lassen sich in den Zellen nicht erkennen. Außer diesen Zellen mit zusammengeballtem Chromatin treten auch bald ganz kleine Zellen auf, die sich besonders bei Färbung mit Hämatoxylin nach DELAFIELD ganz dunkel tönen und im Innern einen kleinen dunklen Kern zeigen. Sie sind offenbar ein Produkt der voraufgegangenen Zellteilungen und, wie der weitere Verlauf zeigt, die späteren Epithelzellen. Fig. 4 zeigt bereits zwei derselben auf einem Schnitt getroffen. Ihre Zahl nimmt weiterhin enorm zu. Dabei ordnen sie sich allmählich mehr an der Oberfläche an und umhüllen die größeren Zellen im Innern. Das ganze Gebilde wird damit schon bedeutend übersichtlicher.

Fig. 5 zeigt uns ein späteres Stadium. Im Innern sieht man 4 große Zellen liegen, die der späteren Eizelle mit 3 Nährzellen entsprechen, einem Zahlenverhältnis, wie es bei *Lecanium* ausnahmslos die Regel ist. Die kleinen dunklen Epithelzellen haben sich zu einer noch nicht eng anschließenden Hülle zusammengeordnet. Sie zeigen noch immer starke Färbbarkeit, bei der Behandlung mit Eisenalaun-Hämatoxylin freilich nicht so intensiv, weshalb die epitheliale Hülle in Fig. 6, soweit sie deutliche Zellen erkennen läßt, viel heller erscheint. Die Zellen und Zellgrenzen sind an den jungen Anlagen des Epithels vielfach nur schwer zu erkennen und täuschen stellenweise eine zellenlose Membran vor (Fig. 6). Die Untersuchung einer größeren Anzahl von Schnitten lehrt aber, daß solche Bilder auf teilweise mangelhafter Konservierung beruhen. Die Erscheinungen hören auf, wenn das Epithel Eizelle und Nähr-

zellen fest umschließt. Bevor dies geschehen ist, sondert sich die Eizelle oft schon im Aussehen, durch hellere Färbung und Ausbildung eines Keimbläschens, von den Nährzellen (Fig. 7). Auf die feineren Vorgänge, die hierbei stattfinden, soll im zweiten Teil dieser Arbeit näher eingegangen werden.

Es handelt sich nun bei den geschilderten Vorgängen um die wichtige Frage der Herkunft der Eizelle, der Nähr- und der Epithelzellen. Diese Frage ist seit dem Erscheinen der oben erwähnten Arbeit von CLAUS der Hauptgegenstand aller Untersuchungen über Insectenovarien gewesen und heute noch nicht endgültig gelöst. In der Hauptsache stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Die eine, ältere, deren Hauptvertreter neben CLAUS LEUCKART, LEYDIG, LUDWIG und KORSCHOLT sind, leitet die drei Zellelemente von ursprünglich indifferenten Zellen des Keimlagers her. Alle Zellen sollen ursprünglich gleich sein, aber die Nähr- und Epithelzellen geben ihre eigentliche Bestimmung als Keimzellen auf und übernehmen nutritive und secretorische Funktionen, sind demnach abortive Eizellen. Eine Abänderung erfuhr diese Hypothese durch die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von HEYMONS, nach denen die Epithelzellen von vornherein als nicht gleichwertig den Ei- und Nährzellen anzusehen sind. Man leitete das Epithel der Ei- und Nährkammern von den Epithelzellen der Endkammer her, die sich entwicklungsgeschichtlich als somatische Zellen zu erkennen geben.

Eine neue Epoche in diesen Untersuchungen brach an mit den außerordentlich bedeutsamen Entdeckungen GIARDINA's (6). Dieser Forscher stellte an den Ovarien von *Dytiscus* fest, daß Ei- und Nährzellen nicht ursprünglich gleichwertige Zellen des Keimlagers sind, sondern erst durch eine wiederholte Differentialteilung aus einer Zelle entstehen. Bei dieser Teilung wird nur ein Teil des Chromatins auf beide Zellarten verteilt, während ein anderer sich in der Eizelle zusammenballt und in dieser gesondert vom übrigen Chromatin verbleibt bis zur vollendeten Ausbildung der Gruppe der Nährzellen mit der zu ihnen gehörigen Eizelle. Diese Untersuchungen fanden in den folgenden Jahren weitere Bestätigungen.

Wie verhalten sich zu diesen Tatsachen die Ergebnisse bei den Cocciden? Die feineren Teilungsvorgänge in den Zellen ließen sich leider nicht verfolgen, weil das Objekt an und für sich schon recht klein ist. Jedenfalls aber finden Teilungsvorgänge in der ausgewanderten Keimzelle statt, wenn sie sich auch nur selten zeigten und nicht zu einem klaren Bilde vereinigen ließen. Nach den Befunden

an Cocciden ist nicht nur für Ei- und Nährzellen, sondern auch für die Epithelzellen eine gemeinsame Entstehung aus einer Keimzelle anzunehmen. Wie die Abspaltung von Nähr- und Epithelzellen zustande kommt, muß noch dahingestellt bleiben. Betrachtet man Fig. 4, einen Schnitt durch eine sich teilende Anlage von *Lecanium*, so sieht man eine Anzahl größerer und kleinerer Zellen. Von diesen würden nur vier auf die später entstehenden Nährzellen mit ihrer Eizelle entfallen, denn jedes Ei bekommt bei dieser Art nur 3 Nährzellen, ein Fall, der bei Cocciden sehr allgemein ist. Die Dreizahl der Nährzellen wurde schon in den oben erwähnten Abhandlungen über Cocciden vielfach festgestellt, und ich fand sie auch bei *Cryptococcus fagi* und *Lepidosaphes ulmi*. Da sich in einer solch jungen Anlage, wie sie Fig. 4 darstellt, nun noch viel mehr Zellen finden, die auf einem Schnitt gar nicht alle getroffen werden, so ist es sehr wahrscheinlich, daß die Masse der kleineren Zellen nach noch weiterer Teilung zum Epithel der späteren Eianlage wird. Jedenfalls lassen sich die Epithelzellen bei den Cocciden nicht von einem besonderen Epithel, aus dem sie auswanderten, ableiten, wie man es für höhere Insecten annimmt, bei denen die Endkammer von einem Epithel ausgekleidet ist. Ein solches Epithel fehlt bei den Cocciden. Wollte man aber die alte Ansicht, die Epithelzellen wären mit den Keimzellen ursprünglich identisch, hier in Anwendung bringen, dann müßte man deutliche Übergangsstadien zwischen Keim- und Epithelzellen finden, denn der Unterschied beider in Größe und Aussehen ist bedeutend. Es bleibt also nur als das Wahrscheinlichste, das Epithel als Produkt einer wiederholten Zellteilung, ausgehend von der Keimzelle des Keimepithels, zu betrachten.

Versucht man, unter den durch Teilung entstandenen, regellos gelagerten Zellen die zukünftige Eizelle aufzufinden, so gelingt dies kaum. Man trifft wohl in einer solchen Anhäufung Zellen mit stärkerer Chromatinsynapsis, wie z. B. in Fig. 4, doch kehren solche Bilder durchaus nicht regelmäßig wieder.

Was schließlich die Frage betrifft, ob Ei- und Nährzellen entsprechend den Untersuchungen GIARDINA's durch Differentialteilung entstehen, so lassen sich auch hierüber nur Vermutungen aussprechen. Man müßte hierfür das Zahlenverhältnis der Eizelle zu den Nährzellen in Betracht ziehen. Hier würde das vorherrschende Verhältnis von 1:3 sehr für die Annahme einer Differentialteilung sprechen, indem die Eizelle zunächst eine Nährzelle abspaltet und beide sich dann noch einmal teilen. Zählt man nun bei *Pseudococcus*

auf Schnitten die hier größere Anzahl von Nährzellen, so kommt man meistens auf die Zahl 7. Auch dieses Ergebnis ließe sich ohne weiteres mit obiger Annahme in Übereinstimmung bringen, denn die Gruppe von einer Eizelle mit 3 Nährzellen braucht sich nur noch einmal zu teilen, um eine Eizelle mit 7 Nährzellen hervorzu-
bringen.

Unbedingt zwingend ist eine Differentialteilung auf Grund dieser Tatsachen aber keineswegs anzunehmen. Dies müßte erst durch Untersuchungen an günstigeren und größeren Objekten ergänzt werden. Als Ergebnis läßt sich aber jedenfalls Folgendes aufstellen: die im Keimepithel enthaltenen Keimzellen stellen die Oogonien dar, von der sich außer der Eizelle die Nährzellen und Epithelzellen herleiten. Die Oocyte tritt uns, wenn auch zunächst als solche noch nicht erkennbar, erst in der fertigen Anlage, wie sie uns Fig. 5 zeigt, neben den Nährzellen entgegen.

Während Ei- und Nährzellen sich mit dem Epithel zu der wohlgeordneten Anlage zusammenschließen, erhält diese einen Stiel, der sie von dem Keimepithel abdrängt und dadurch weiteren Keimzellen Raum zur Entwicklung verschafft. Das Zellmaterial zu dem Stiele liefern nicht, wie es zunächst vielleicht als das Wahrscheinlichste erscheinen könnte, die Epithelzellen, welche die ganze Eianlage umhüllen; vielmehr wölbt sich das Keimepithel unmittelbar unter der Eianlage zu einem Stiel heraus, der rasch an Länge zunimmt. Der Eistiel ist wie das Keimepithel, dem er angehört, außen von einer strukturlosen Membran umhüllt, die nur dort fehlt, wo an den Stiel die Eianlage ansetzt, wo also ursprünglich die Keimzelle aus dem Keimepithel auswanderte. Ein Querschnitt durch den Eistiel (Fig. 7) zeigt ein sehr regelmäßiges Bild. Unmittelbar unter der äußeren Membran sind ringsum die großen Kerne der Zellen gelagert. Die Grenzen der Zellen selbst lassen sich, wie auch im Keimepithel, nicht deutlich erkennen. Das Plasma der Zellen weicht nach innen zu rundlichen, vacuolenähnlichen Hohlräumen auseinander. Vielleicht hat diese Erscheinung eine Bedeutung bei der starken Dehnung, die der Stiel beim Hindurchgleiten des reifen Eies erfährt. Das eigentliche Lumen des Eistieles scheint nur ein dünner Kanal in der Mitte darzustellen. Die Zellkerne gleichen vollkommen den Kernen des Keimepithels, die Eistielzellen bewahren sogar ihren Charakter als Keimzellen. Dies kommt darin zum Ausdruck, daß einige von ihnen zur Entwicklung durch die Tunica an die Oberfläche des Eistieles wandern. Dadurch können sie, wie oben erwähnt,

eine untergeordnete Seitenverzweigung des Ovariallängsstranges hervorrufen.

In Eizelle und Nährzellen, zunächst in ersterer, grenzen sich die Kerne bald wieder deutlicher gegen das Plasma ab (Fig. 9). Eine nähere Schilderung dieses Vorgangs folgt im zweiten Teil der Arbeit. Die Plasmamasse um die Kerne ist zuerst, besonders in den Nährzellen, ganz gering. Das Epithel schiebt sich in seiner Hauptmasse dicht um die Eizelle herum und bildet hier ein hohes Cylinder-epithel, während es um die Nährkammer stark in die Länge gezogen und so dünn wird, daß es hier seine zellige Struktur verliert und nur bei schärferer Beobachtung als dünne Membran sichtbar wird.

Die beginnende secretorische Funktion der Nährzellen zeigt sich in der später näher zu schildernden Veränderung ihres Kernchromatins. Sowohl Eizelle wie Nährzellen nehmen anfangs noch an Größe zu. Dabei erfährt vor allem das Plasma der Zellen eine Vermehrung. Während die Eizelle stets deutlich von der Nährkammer getrennt ist, werden die Grenzen der Nährzellen untereinander sehr undeutlich. Zwischen Ei- und Nährkammer macht sich allmählich eine Einschnürung bemerkbar, die immer enger wird und schließlich nur einen Nährstrang hindurchläßt, der die Eizelle mit den Nährzellen verbindet und ihr deren Nährmaterial übermittelt. Nach GIARDINA müßte eine solche Verbindung zwischen der Eizelle und den Nährzellen von vornherein bestehen bleiben. Auf jüngeren Stadien aber konnte ich dieselbe nie nachweisen. Der Nährstrang bildet sich bei den Cocciden offenbar später erst aus.

Eine weitere Phase der Eientwicklung setzt ein, wenn im Inneren der Eizelle als Beginn der Dotterbildung sich die ersten farblosen, vacuolenartigen Tröpfchen bilden. Von diesem Zeitpunkte an wachsen die Nährzellen der Nährkammer nicht mehr, sondern beschränken sich auf die Absonderung von Dotterbildungsmaterial. Dagegen schwillt die Eizelle jetzt gewaltig an, indem sich das ganze Innere allmählich in eine vacuolisierte Masse umwandelt, im Gegensatz zu jüngeren Stadien sich mit Eosin rot färbt. Das Keimbläschen wird unsichtbar. Die Einschnürung zwischen Ei- und Nährkammer bleibt eng und wird von einem kragenförmigen Ring hoher Cylinder-epithelzellen umschlossen, die nur den Nährstrang zwischen sich hindurchlassen (Fig. 8). Ein Längsschnitt durch die ganze Anlage zeigt in seinen Umrissen daher ein biskuitförmiges Gebilde, dessen eine Hälfte die Eikammer, dessen andere die Nährkammer darstellt.

Das Epithel der Eikammer wird mit wachsendem Ei immer flacher. Im Inneren der Epithelzellen treten Anzeichen für die beginnende Chorionbildung auf. Das Chorion wird als dünne Hülle um das Ei abgeschieden. Die Nährkammer verliert gegen Schluß der Entwicklung ihre regelmäßige Form und schrumpft zusammen. Von den Nährzellenkernen bleiben nur formlose Chromatinbrocken nach. Wenn sich schließlich das Epithel zwischen Ei- und Nährkammer geschlossen hat, schwindet der Nährkammerrest ganz. Inzwischen ist auch die Chorionabscheidung beendet. Das reife Ei gelangt nunmehr durch den Eistiel in das Lumen der Keimepithelröhre, die die Rolle eines Eileiters übernimmt, und von hier durch die Vagina nach außen.

Durch die nach allen Seiten sprossenden Eier erhält das Ovarium der Cocciden eine traubige Gestalt (Fig. A). Bei erwachsenen Tieren findet man an ihm alle Altersstufen von Eiern vertreten. Wenn die Eiablage beginnt, ist das Tier oft so stark mit reifen oder fast reifen Eiern angefüllt, daß sämtliche anderen Organe an die Körperwandungen gedrängt werden. Deshalb geht auch das Muttertier während oder bald nach der Eiablage zugrunde. Die Ausbildung des Keimstreifes findet bei *Pseudococcus* schon im Mutterleibe statt. Die Entwicklung kann schon so fortgeschritten sein, daß wenige Stunden nach der Eiablage die jungen Larven schlüpfen. Die Eier entwickeln sich bei dieser Art jedenfalls parthenogenetisch. Das gleiche ist wohl auch bei *Lecanium hemisphaericum* und *Cryptococcus fagi* anzunehmen, denn unter den zahlreichen Tieren, die ich von diesen beiden Arten zu allen Jahreszeiten konservierte, fand ich nie ein Männchen.¹⁾ Bei *Cryptococcus* traf ich teilweise auch eine Ausbildung des Keimstreifens im Mutterleibe.

1) Diese Beobachtungen bestätigen RHUMBLER's (30) Angaben in einer kürzlich erschienenen Arbeit, die sich mit der Biologie der Buchenwollaus beschäftigt. Es geht daraus als sicher hervor, daß dieses Tier imstande ist, sich durch eine größere Anzahl von Generationen hindurch fortzupflanzen, ohne daß eine Befruchtung der Eier erfolgt. Auf den zahlreichen Schnittserien, die ich von den Tieren anfertigte, fand ich weder im Lumen der Keimepithelröhre noch in dem bei dieser Art gut ausgebildeten Receptaculum seminis (Fig. A) Spuren von Spermatozoen zur Zeit, in der die Eier reifen. Da letztere teilweise innerhalb des Ovariums noch mit der Bildung des Keimstreifes beginnen, hätten im Falle einer Befruchtung sich Anzeichen einer solchen unbedingt nachweisen lassen müssen. In der erwähnten Arbeit von RHUMBLER finde ich außerdem weitere Beobachtungen bestätigt, die ich im Freien an diesen Tieren

Die intracellularen Erscheinungen der Eientwicklung.

Die inneren Strukturen der Zellen der Eianlage, besonders die Zellkerne, lassen im Laufe der Eientwicklung höchst merkwürdige Veränderungen erkennen. Diese Vorgänge sollen nunmehr genauer in ihrer Bedeutung für die Ausbildung des Eies verfolgt werden. Der Übersicht wegen empfiehlt es sich hierbei, mit den Nährzellen zu beginnen.

1. Die Nährzellen.

Die Nährzellen haben die Aufgabe, dem Ei die Substanzen zuzuführen, deren es zur Bildung seiner Dottermasse bedarf. Die eigentliche Dotterbildung erfolgt aber erst im Ei. Diese verschiedene Tätigkeit der Ei- und Nährzellen kommt schon früh in der verschiedenen inneren Struktur der beiden Zellarten zum Ausdruck.

Bevor noch eine deutliche Kernabgrenzung sichtbar wird, unterscheiden sich die Nährzellen von der Eizelle durch ihren größeren Nucleolus (Fig. 9). Die deutliche Kernabgrenzung beginnt bei den Nährzellen später als bei der Eizelle. Zunächst erscheint um den Nucleolus, wie Fig. 9 zeigt, ein hellerer Hof. Im Plasma sieht man dunkle, flockige Granula liegen, die sich besonders um den hellen Hof des Nucleolus gruppieren. Außerhalb derselben wird schließlich eine scharfe Grenze zwischen Zellplasma und Kern sichtbar. Für andere Hemipteren wurden von WILL Vorgänge beschrieben, nach denen die Körnchen auseinander rückten und zuletzt zur scharfen Kernmembran wurden, so bei seiner Darstellung der Keimbläschenbildung.

machen konnte. Man findet in den Buchenwäldern hiesiger Gegend bei genauer Untersuchung in der Tat keinen Baum, der nicht wenigstens einige der winzigen Tierchen beherbergt, nur entgehen sie meist einer flüchtigen Beobachtung. Um so auffallender ist es daher, daß man unter allen Bäumen ganz unvermittelt solche findet, die von der wolligen Absonderung dieser Schildlaus über und über bedeckt sind. Dies führte mich schon zu der Vermutung, in der Wollauskalamität der Buchen eine sekundäre Erscheinung zu sehen, da im anderen Falle doch bedeutend mehr Bäume einen stärkeren Befall aufweisen müßten. Diese Vermutung findet in den eingehenden Untersuchungen RHUMBLER's ihre Bestätigung, nach denen Schleimfluß erregende Pilze an den befallenen Buchen als primäre Krankheitserreger auftreten und dadurch weiteren Schädlingen, unter anderen der Buchenwollaus, den Boden bereiten.

Die Plasmamasse um die großen Kerne ist anfangs noch sehr gering. Das Plasma färbt sich bei der Behandlung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin tief dunkel und ist als dunkler, schmaler Ring um die Kerne sichtbar. Ich bemühte mich anfangs vergebens, bei solchen Stadien die Zellgrenzen der 3 Nährzellen zu finden. Ihre Kerne schienen von einer gemeinsamen Plasmamasse umgeben zu sein. Von der Eizelle trennt sie dagegen stets deutlich eine doppelt konturierte Linie, wie Fig. 11 erkennen läßt. Auch bei älteren Eianlagen wurden nach der Konservierung mit Sublimataalkohol, welcher meist eine Färbung mit Hämatoxylin nach DELAFIELD folgte, die Zellgrenzen fast nie sichtbar. Diese traten erst deutlich hervor bei der Behandlung mit Osmiumsäuregemisch. Einen Schnitt durch ein solches Präparat zeigt Fig. 10. Die Abgrenzung der 3 Nährzellen gegeneinander ist ohne weiteres zu erkennen.

Während der Plasmavermehrung in den jungen Nährzellen macht sich in ihnen eine höchst auffällige Erscheinung bemerkbar, die nur in dieser ersten Phase der Nährzellenausbildung auftritt. Man erkennt nämlich auf der nach außen gekehrten Seite der großen Kerne, zwischen diesen und dem umhüllenden Epithel, größere Bläschen mit vollkommen homogenem, ungefärbtem Inhalt. Fig. 11 veranschaulicht diese Verhältnisse. Am deutlichsten traten diese Gebilde hervor, wenn die Schnitte mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin gefärbt wurden, weil in diesem Falle der übrige Zellinhalt, besonders das Plasma, sich verhältnismäßig dunkel tönt, die hellen Bläschen also auf dem dunklen Untergrunde um so stärker in die Augen fallen. Sowohl die Behandlung mit Sublimataalkohol wie mit FLEMING'scher Lösung rief dieselben Erscheinungen hervor.

Die Form und Größe der Bläschen schwankt, ebenso ihre Zahl. Maßgebend hierfür sind jedenfalls die Raumverhältnisse, die sich ihnen zwischen Epithel und Nährzellen bieten. Meist sind sie rundlich bis elliptisch, doch können sie auch durch Druck von einer Seite etwas deformiert sein. Ihr Inhalt ist ganz homogen und ungefärbt. Dunkel gefärbte Teile der unter ihnen liegenden Zellen scheinen schwach hindurch (Fig. 11 *bl*). In der Eikammer waren entsprechende Bildungen nicht zu beobachten. Man möchte die beschriebenen Gebilde am ehesten für Kunsterzeugnisse halten, hervorgerufen durch die Fixierung. Immerhin bleibt aber die Tatsache beachtenswert, daß beide erwähnten Fixierungsmethoden dieselben Bilder hervorriefen. Vielleicht sind sie der Einwirkung des Alkohols zuzuschreiben. Die Dauer des Auftretens der Bläschen ist

nur kurz. Sie sind beschränkt auf die ersten jüngsten Anlagen, in denen die Kerne erst von einer dünnen Plasmaschicht umgeben sind. In etwas älteren Stadien sind sie vollkommen verschwunden.

In der Literatur fand ich nur einen Fall, bei dem es sich vielleicht um etwas Ähnliches handeln könnte. KORSCHOLT (16) nahm bei *Musca vomitoria* kleine Körperchen wahr, die sich an das Keimbläschen und die Kerne der Nährzellen anlagerten und von etwas geringerer Größe waren als die Kerne der Zellen. Als besondere Eigentümlichkeit führt auch KORSCHOLT an, daß die Körper bei Doppelfärbung fast keinen Farbstoff annahmen und so das Aussehen von Bläschen erhielten. KORSCHOLT sucht die Körper zur Dotterbildung in Beziehung zu setzen. Damit bliebe aber immerhin in unserem Falle, abgesehen von der kurzen Dauer ihres Auftretens, ihre eigentliche Funktion rätselhaft. Solange sich noch keine deutlichen Beziehungen zu gleichzeitigen Vorgängen in den Zellen ergeben, ist es wohl am ehesten angebracht, die beschriebenen Gebilde als künstliche Erzeugnisse aufzufassen, die auf einer Eigentümlichkeit des Plasmas beruhen müßten, in diesen Stadien auf äußere, durch die Fixierung hervorgerufene Einflüsse in derartiger Weise zu reagieren.

Das Augenfällige in der Nährkammer sind vom Beginn der Entwicklung an die Nährzellkerne. Diese zeichnen sich, besonders im Anfang, dem Plasmaleib ihrer Zelle gegenüber durch ihre bedeutende Größe aus (Fig. 10, 11, 12) und zeigen schon dadurch an, daß sie bei der Versorgung des Eies mit Nährstoffen eine wichtige Rolle spielen. Gegen das Plasma sind sie allseitig scharf begrenzt (Fig. 10, 11, 12). Eine Kommunikation zwischen Nährzellkern und Plasma kann dem Beobachter freilich vorgetäuscht werden, wenn ein Schnitt den Kern nur tangential getroffen hat, und solche Bilder sind nicht selten. Eine Prüfung der folgenden Schnitte beseitigt aber sofort diesen Irrtum. Die Gestalt der Kerne ist sehr regelmäßig länglich oval, wobei die längeren Achsen der Kerne einander und dem zur Eizelle ziehenden Nährstrang, also der Längsachse der ganzen Anlage parallel laufen. Ein Querschnitt durch die Nährkammer, wie ihn Fig. 10 darstellt, zeigt die rundlichen Querschnitte der 3 Kerne. Bei der Fixierung mit Sublimatalkohol trat meist eine gelinde Schrumpfung der Nährkammer ein, wodurch die Kerne im Längsschnitt der Nährkammer (Fig. 12) oft eine mehr bohnenförmige Gestalt aufwiesen. Die Oberfläche der Kerne zeigt auch mit fortschreitendem Alter keine Veränderungen durch Vorstülpungen,

wie sie häufig von verschiedenen Autoren an Kernen stark secernierender Zellen beobachtet wurden.

Bereits während der früher erwähnten Plasmavermehrung kommt die beginnende Tätigkeit der jungen Nährzellen in Veränderungen ihres Nucleolarchromatins zum Ausdruck. Bei der Darstellung der Vorgänge ist eine gesonderte Betrachtung der beiden Arten, *Lecanium hemisphaericum* und *Pseudococcus citri*, notwendig. Man sollte annehmen, in einer so eng begrenzten Gruppe wie der der Cocciden verliefen die mit der Nährstoffbildung und -abscheidung verbundenen Veränderungen der Zellen annähernd übereinstimmend. Im großen und ganzen ist dies der Fall, weshalb auch im ersten Teile der Abhandlung eine getrennte Betrachtung der beiden Arten nicht erforderlich war. Die feineren Chromatinveränderungen der Kerne zeigen jedoch für jede der beiden Arten charakteristische Abweichungen.

Ich beginne mit der Schilderung der Verhältnisse bei *Lecanium hemisphaericum*. Jeder der Nährzellkerne enthält, wie schon oben erwähnt, einen großen, dunklen Nucleolus. Anfangs noch von rundlicher Gestalt (Fig. 9), streckt er sich bald in die Länge (Fig. 11). Dabei zerfällt er vielfach in zwei Hälften. Der Vorgang erfolgt in der Weise, daß der stark gestreckte Nucleolus sich in der Mitte einschnürt. Die Verbindungsstelle wird darauf immer dünner, bis schließlich eine vollkommene Zweiteilung eingetreten ist, wie es der eine der beiden in Fig. 11 gezeichneten Kerne erkennen läßt. Eine weitere Teilung findet dann aber zunächst nicht statt, auch unterbleibt die erste Teilung in vielen Kernen völlig. Eine am Anfang erfolgende Zweiteilung des Nucleolus ist demnach nicht die Regel.

Mit zunehmendem Wachstum der Nährzellen und gleichzeitiger Vergrößerung der Kerne nimmt auch die nutritive Tätigkeit der Zellen zu und stellt entsprechend höhere Anforderungen an die einzelnen Zellorgane. Um den erhöhten Ansprüchen zu genügen, ist das Nucleolarchromatin genötigt, seine Oberfläche zu vergrößern. Dies geschieht nun nicht durch weiteren Zerfall des Nucleolus in eine größere Anzahl Teilstücke. Der Nucleolus dehnt sich freilich in die Länge, als ob ein Zerfall in der oben beschriebenen Weise stattfinden sollte. Die Teile bleiben aber im Zusammenhang und bilden infolgedessen ein Band, das sich mit zunehmender Länge mehr und mehr zusammenknäuelte (Fig. 12 u. 13). Dadurch nimmt es Formen an, die im Aussehen außerordentlich an zusammenge-

knäuelte Chromosomen erinnern. Da die einzelnen Teile des mannigfaltig gekrümmten Chromatinbandes bei weitem nicht alle in einer Ebene liegen, so erhält man auf verschiedenen Stadien verschiedene, eigenartige Bilder. In jüngeren Nährzellen, in denen die Verknäuelung der Nucleolen erst beginnt, erscheinen die Umbiegungsstellen der Nucleolenbänder besonders dunkel und knotig, die Verbindungsstücke matter (Fig. 12). Auf diese Weise entstehen hantelförmige Figuren der Nucleolarsubstanz in den Kernen, die beim ersten Anblick den Eindruck von Teilungserscheinungen hervorrufen, bei eingehender Prüfung sich aber als Teilstücke eines langen Chromatinbandes erweisen. Mit zunehmendem Alter schreitet die Verknäuelung des Nucleolarchromatins fort, und Schnitte zeigen immer nur Stücke des ganzen Bandes (Fig. 13). Hatte im Anfang eine Zweiteilung des Nucleolus stattgefunden, so lassen sich meist deutlich zwei gesonderte, in entgegengesetzten Teilen des Kernes liegende Chromatinbänder unterscheiden. Gegen Schluß der Nährzelltätigkeit zerfallen die Chromatinbänder in einzelne größere und kleinere Brocken. Diesen Zustand trifft man in den Zellen älterer Nährkammern, die hinter der Eikammer schon bedeutend an Größe zurückstehen. Verwandte Erscheinungen wie die eben geschilderten fand HAECKER (13) im Keimbläschen von *Cyclops brevicornis*. Hier wuchs der Nebennucleolus zu knäuelig gewundenen Haufen an.

In den Fällen, in denen die Differenzierung der Färbung gut gelungen war, ließen sich an dem Nucleolarchromatin der Nährzellen noch weitere Einzelheiten wahrnehmen. Es eigneten sich hierfür eigentlich nur die Objekte, die mit Osmiumsäure fixiert und darauf mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren. Die Färbung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin ließ die betreffenden Verhältnisse nur selten und auch dann nur unvollkommen hervortreten. Die näheren Untersuchungen ergaben, daß die eigentlichen Chromatinbänder aus einer homogenen, dunkel gefärbten Substanz bestehen. Diese ist aber an ihrer Oberfläche mit zahlreichen kleinen, schwarz gefärbten Granula besetzt, die den Farbstoff noch stärker festhalten als das eigentliche Chromatinband und daher schwärzer erscheinen; Fig. 10, 11 und 13 lassen diese Verhältnisse sehr deutlich erkennen. Man sieht, daß die Körnchen, von rundlicher Gestalt, der äußeren Oberfläche der Nucleolarsubstanz aufliegen. In anderen Teilen des Kernes trifft man sie niemals. Die Dichte, mit der die Körnchen die Nucleolarsubstanz bedecken, schwankt. Sie nimmt ab in älteren Nährkammern, in denen die Oberflächenvergrößerung der Nucleolar-

substanz ihr Maximum erreicht hat. Das Nucleolarband ist dann schon stark abgeblaßt und läßt die nunmehr recht weitläufig gewordene Bedeckung mit den noch schwarzen Körnchen sehr deutlich erkennen.

Im Vorhergehenden handelte es sich um die Veränderungen, die die Nucleolarsubstanz des Kernes im Laufe der Entwicklung erleidet. Zum Unterschied davon zeigt das eigentliche Chromatin, das den übrigen Raum des Kernes in fein verteilter Form erfüllt, keine auffallenden Umwandlungen. Doch ließen die angewandten Färbungs- und Fixierungsmethoden eine verschiedenartige Einwirkung erkennen. Bei der Behandlung mit Osmiumsäure und Eisenhämatoxylin beobachtet man, daß der ganze übrige Rauminhalt des Kernes mit schwach gefärbten, flockigen Körnchen ausgefüllt ist, die sich gleichmäßig in dem Ganzen verteilen (Fig. 10, 13, 14 u. 15). Diese Substanz ist als das auf dem farblosen Kerngerüst fein verteilte Chromatin zu betrachten. Wurden die Tiere mit Sublimatalkohol fixiert und nach DELAFIELD gefärbt, so zeigte das fein verteilte Chromatin eine stärkere Färbbarkeit (Fig. 12) und machte den Eindruck feiner Körnchen. Ferner konnte ich eine gewisse Anordnung der Teilchen feststellen. Es ließen sich teilweise konzentrische Ringe, besonders um die Nuclearmassen im Zentrum, beobachten (Fig. 12). Auch unmittelbar unter der Peripherie des Kernes schienen sie sich in geschlossenen Reihen anzuordnen. Wie aber schon früher hervorgehoben, läßt die Form der Kerne im ganzen erkennen, daß dieselben bei der Fixierung eine Schrumpfung erlitten haben, denn sie besitzen nicht die regelmäßig gerundete Gestalt, wie sie bei der Fixierung mit Osmiumsäure erhalten bleibt (Fig. 10, 13, 14 u. 15). Ebenso wird sich die Schrumpfung auch auf das Innere der Kerne übertragen haben, wo sich das ursprünglich gleichmäßig verteilte Chromatin leicht in konzentrische Lagerung zusammenziehen konnte. Ein normales Bild der Chromatinverteilung im Nährzellkern bieten also nur die Osmiumsäurepräparate.

Gegen das Plasma der Nährzelle ist der Kern durch eine feine, nur wenig hervortretende Linie abgegrenzt. Sie macht sich um so weniger bemerkbar, als an der äußeren Peripherie des Kernes Gebilde auftreten, welche weit mehr in die Augen fallen. Der Kern ist nämlich außen von zahlreichen, kleinen, schwarzen Körpern bedeckt (Fig. 10 u. 13). Von den Granula auf der Nucleolarsubstanz im Inneren des Kernes unterscheiden sie sich durch Form und Größe. Sie sind nicht wie diese von rundlicher Gestalt, sondern auf der

einen Seite gewölbt, auf der anderen flach. Mit der abgeflachten Seite liegen sie unmittelbar der äußeren Oberfläche des Kernes auf. Im allgemeinen gleichen sie einander an Größe, nur einige unter ihnen sind größer und treten mehr hervor. Sie bedecken die Kernoberfläche nicht gleichmäßig, denn es wechseln Stellen dichter Bedeckung mit solchen ab, die größere Lücken aufweisen.

Von den im Vorhergehenden für *Lecanium* beschriebenen Verhältnissen zeigt *Pseudococcus* in zwei Punkten deutlich erkennbare Abweichungen, die, abgesehen von der verschiedenen Anzahl der Nährzellen, ohne weiteres zu erkennen gestatten, mit welcher der beiden Arten man es bei Betrachtung der Schnittpräparate zu tun hat.

Die eine Abweichung liegt in dem Verhalten des Nucleolarchromatins. Bei *Lecanium* dehnt es sich zu wirr verschlungenen Bändern aus, die schließlich zerfielen. Dies ist bei *Pseudococcus* nicht zu beobachten. Auch hier erfährt die Nucleolarsubstanz eine Oberflächenvergrößerung. Diese kommt aber dadurch zustande, daß der Nucleolus zunächst allseitig an Volumen zunimmt (Fig. 14), ohne dabei ein ausgesprochenes Längenwachstum hervortreten zu lassen. Um ihn herum bemerkt man bald zahlreiche kleine Körner von verschiedener Größe, wie sie Fig. 14 sehr anschaulich wiedergibt. Diese gehen offenbar von dem Nucleolus aus, denn sie häufen sich um ihn an und werden nach der Peripherie des Kernes zu ganz spärlich. Da nun der Nucleolus selbst in der bei *Lecanium* schon beschriebenen Weise oberflächlich reichlich mit schwarz gefärbten Granula bedeckt ist, verführt dieser Umstand dazu, die Granula mit den Körneranhäufungen um den Nucleolus in Beziehung zu setzen und anzunehmen, daß dieselben sich von der Oberfläche des Nucleolus losgelöst haben. Zu bemerken wäre freilich dazu, daß einige der getrennt liegenden Körner, wohl durch Substanzaufnahme aus dem Plasma, die Größenstufe überschreiten, welche die Granula auf dem Nucleolus aufweisen. Sie mußten also schon nachträglich eine gleiche Volumvergrößerung wie der Nucleolus selbst erfahren haben. Das Größenwachstum des Nucleolus scheint ein bestimmtes Maß nicht zu überschreiten. Es findet dann, entsprechend den Vorgängen bei *Lecanium*, ein Zerfall in verschieden große Teilstücke statt, wie sie ein Schnitt durch eine ältere Nährkammer in Fig. 15 darstellt. Eine stärkere Vermehrung der isoliert im Kernraum liegenden Körner scheint aber weiterhin nicht stattzufinden.

Die zweite Abweichung von den bei *Lecanium* geschilderten

Verhältnissen betrifft die Umkränzung der Kernoberfläche mit chromatischen Körperchen. Bei *Lecanium* lagen diese auf der äußeren Kernoberfläche. Bei *Pseudococcus* dagegen lagern sie sich regelmäßig der inneren Kernwand an (Fig. 14 u. 15). Sie erscheinen hier meist als flache, wenig gewölbte Scheibchen und sind in jüngeren Nährkammern (Fig. 14) sehr deutlich zu erkennen. In älteren (Fig. 15) sind sie viel kleiner und zahlreicher. Hier bedecken sie die Kernwand bisweilen so dicht, daß sie bei geringerer Vergrößerung den Eindruck einer geschlossenen, schwarzen Umgrenzungslinie des Kernes hervorrufen, die sich erst bei starker Vergrößerung in die einzelnen Bestandteile auflöst.

Im übrigen Bau stimmen die Nährzellkerne von *Pseudococcus* mit denen von *Lecanium* überein. Das eigentliche Chromatin zeigt sich in ihnen in der gleichen feinen Verteilung auf dem Kerngerüst. Außerdem aber enthalten die Nährzellkerne beider Arten neben dem weiter entwickelten Nucleolarchromatin noch ein nucleolusartiges Körperchen, auf das zum Schluß noch eingegangen sein möge. Es tritt in den Kernen weiter entwickelter Nährzellen fast stets als dunkles, recht regelmäßiges Körperchen auf, das wegen seiner geringen Größe jedoch nicht von jedem Schnitt durch einen Nährzellkern getroffen wird. Die Figg. 10, 13 und 14 zeigen es aber in den Kernen liegend und deutlich von der übrigen Nucleolarsubstanz gesondert. Von letzterer unterscheidet es sich durch seine verhältnismäßig regelmäßige, sich nicht verändernde Gestalt und durch den Mangel von Granula auf seiner Oberfläche. Es ist einfach dunkel umrandet und im Innern schwach durchscheinend. Leider war es mir nicht möglich, seine Herkunft festzustellen. Am einfachsten wäre es, seine Entstehung durch Abspaltung von den sich ausdehnenden Nucleolusmassen auf früheren Stadien zu erklären. Oder es müßte schon früher vorhanden gewesen und erst jetzt sichtbar geworden sein. Beobachten vermochte ich diesen Vorgang aber nicht. Nachweisen läßt sich nur, daß der in Frage kommende Körper den jüngeren Nährzellen, in denen die Nucleolarsubstanz noch einfachere Gestaltung aufweist, fehlt. Da es an der Oberflächenvergrößerung und anderen Veränderungen der Nucleolarsubstanz nicht teilnimmt, müßte sich letztere in zwei verschiedene Substanzen gesondert haben, von denen die eine durch die Funktion zerfällt. Auf die viel umstrittene Frage der echten Nucleolen und Pseudonucleolen soll hier jedoch nicht näher eingegangen werden.

Das die Kerne der Nährzellen einschließende Plasma färbt sich

bei den beiden angewandten Methoden stets dunkler, besonders mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin (Fig. 11 u. 12), und läßt dadurch die hellen Kerne mit den dunklen Nucleolenfiguren sehr schön hervortreten. Diese Färbbarkeit behält es bis zum Schluß bei, ohne einen Farbenumschlag, wie er im Ei stattfindet, erkennen zu lassen. Wenn die Färbung nicht zu dunkel geraten ist, findet man gleichmäßig in ihm verteilt dunklere Flocken von verschwommenen Umrissen (Fig. 10, 11, 12 u. 14). Diese müssen streng unterschieden werden von den tiefschwarzen und scharf begrenzten Körpern, welche der Kernoberfläche aufliegen. Ein genetischer Zusammenhang zwischen beiden besteht sicher nicht, denn man findet weder Übergangsstufen von einem zum anderen noch schwarze Granula, die sich von der Kernoberfläche losgelöst haben. Die erwähnten dunkeln Flöckchen sind das einzige, was sich im Nährzellplasma wahrnehmen läßt.

Über die Art und Weise, wie der Nährstofftransport in den Nährzellen vor sich geht, hat GÜNTHERT (11) bei Dytisciden nähere Untersuchungen angestellt. Nach diesem Autor sind die Nährzellkerne erfüllt von kleinen chromatischen Körnchen, den Chromidien, die einem fortgesetzten Zerfall in Vierergruppen, sogenannte Tetraden, unterliegen. Derartige Tetraden werden auch zahlreich abgebildet. Ferner schildert GÜNTHERT einen merkwürdigen Vorgang, durch den Teile der Chromidien aus dem Kern ins Plasma gelangen sollen. Danach soll an der Peripherie des Kernes nach dem Zerfall der Chromidien in Vierergruppen unter der alten jedesmal eine neue Kernmembran entstehen, die bewirkt, daß 2 Teilkörper der Tetrade innerhalb, 2 außerhalb des Kernes im Plasma zu liegen kommen. Auf diese Weise findet eine Auswanderung chromatischer Substanz aus dem Kerne statt, die sich weiter durch den Nährstrang teilweise noch bis ins Ei verfolgen läßt, wie eine neuere Arbeit von DEMANDT (5) feststellt. Die alten Kernmembranen stellen im Nährzellplasma plasmatische Fibrillen dar, die mit Chromidien besetzt sind.

Derartige Wanderungsvorgänge fester Substanzen aus dem Kern durch das Plasma konnte ich bei Cocciden nicht beobachten. Die oben beschriebenen konzentrischen Ringe von Chromatinteilchen im Nährzellkern, die ich bei der Fixierung mit Sublimatalkohol wahrnahm, schienen zunächst auf eine Wanderung des Chromatins von den Nucleolen zur Kernoberfläche hinzudeuten, doch stellten sich diese Figuren nachträglich, wie ich schon oben betonte, als offenbare Wirkungen der Fixierungsflüssigkeit heraus, von denen sich

bei der vollkommeneren Konservierung mit Osmiumsäure nicht das Geringste bemerken ließ. Die von GIARDINA, DEMANDT, GÜNTHERT u. A. dargestellten Tetraden sah ich bei den Cocciden ebenfalls nie. Wenn solche auffallende Bildungen hier wirklich vorkämen, hätten sie einer genaueren Beobachtung nicht entgehen können.

Mit dem Namen Chromidien könnte man nur die die Nucleolarsubstanz bedeckenden Granula und die an der Kernperipherie lagernden chromatischen Körperchen bezeichnen. Eine Wanderung derselben scheint bei *Lecanium* ausgeschlossen. Eine solche könnte man allenfalls bei *Pseudococcus* annehmen, da hier nach meiner früheren Darstellung ein Teil der Chromidien sich vom Nucleolus loszulösen scheint und gesondert im Kernsaft zerstreut liegt. Ob aber hier eine wirkliche Wanderung vorliegt, erscheint schon darum zweifelhaft, weil diese abgesonderten Chromatinbröckchen, abgesehen von ihrer sehr wechselnden Größe, sich auch nicht bis an die Peripherie des Kernes verfolgen lassen, vielmehr eine dichtere Anhäufung um den Nucleolus bewahren und damit eine gewisse zentrale Gruppierung im Innern des Kernes innehalten.

Nach allen angeführten Tatsachen dürfte es ausgeschlossen sein, daß in den Nährzellen der Cocciden der Nährstofftransport in Form fester Körperchen, die sich durch Färbung sichtbar machen lassen, vor sich geht. Wahrscheinlicher ist die Annahme, daß die chromatischen Bestandteile des Kernes nicht selbst dem Ei zugeführt werden, sondern nur bei der Bildung des Nährstoffes eine Wirksamkeit chemischer Art entfalten, während die eigentliche Nährsubstanz in flüssiger Form, d. h. nicht als solche direkt sichtbar, an das Ei abgegeben wird. In dieser Form findet sie außerdem auf ihrer Wanderung an den Kerngrenzen nicht denselben Widerstand, dem feste Körper dort begegnen würden. In diesem Rahmen betrachtet sind also alle chromatischen Gebilde nur Anzeichen für eine lebhaft mitwirkende, die der Kern bei der Bildung der für die Dottererzeugung im Ei nötigen Stoffe entfaltet. Die Bedeutung der äußeren Veränderungen der Nucleolarsubstanz, wie Ausdehnung zu gewundenen Bändern oder größeren Brocken und späterer Zerfall in mehrere Stücke, ist offenbar in einer Vergrößerung der Oberfläche des Nucleolus zwecks stärkerer chemischer Wirksamkeit zu suchen. Hierbei spielen die der Oberfläche aufliegenden Granula sicherlich eine wichtige Rolle, wenn sich dieselbe auch nicht genauer feststellen läßt. Eine weitere bei der Nährstoffbildung bedeutsame Zone bildet die Grenze zwischen Kern und Plasma. Demnach sehen

wir diese denn auch durch eine Reihe chromatischer Körperchen besonders markiert. Ob und inwieweit das auf dem Kerngerüst fein verteilte Chromatin an diesen Vorgängen beteiligt ist, läßt sich nicht nachweisen, weil sichtbare Veränderungen sich an ihm nicht erkennen lassen.

Die Nährkammer im ganzen nimmt trotz der beständigen Nährsubstanzzufuhr zum Ei zunächst an Umfang bis zu einer bestimmten Grenze zu, auf der sie sich dann während der ganzen Dauer ihrer Tätigkeit erhält. Sie muß also aus der umgebenden Körperflüssigkeit Substanzen zur Verarbeitung aufnehmen. Um was für Stoffe es sich teilweise hier handeln könnte, darüber vermochte ich einige Beobachtungen anzustellen, die vielleicht einigen Anhalt bieten könnten. Das zur Konservierung verwendete Osmiumsäuregemisch hat die Eigenschaft, Fettsubstanzen in tiefschwarzer Färbung, die sich nicht ohne weiteres wieder auswaschen läßt, hervorzuheben, während diese Stoffe bei Behandlung mit Hämatoxylin nicht besonders hervortreten. In den Schnitten mit Osmiumsäure fixierter Ovarien fand ich nun in unmittelbarer Umgebung der Nährkammern Zellen, die durch eine tiefschwarze Färbung ihres Inhalts auffielen (Fig. 16). Die kleinen Zellen waren von rundlicher Gestalt und ihr Inneres mit zahlreichen runden Kügelchen tiefschwarzer Färbung erfüllt. Neben diesen bemerkt man in ihnen einen verhältnismäßig großen, bläschenförmigen Kern, der außer winzigen Körnchen einen kleinen Nucleolus enthält. Er wird durch die massenhaft in der Zelle angehäuften Kügelchen jedoch oft vollkommen verdeckt. Diese Kügelchen sind offenbar als Fetttropfen aufzufassen, denn bei einer Färbung mit Hämatoxylin war von ihnen nichts zu sehen. In zahlreichen Fällen waren sie aus den Zellen herausgetreten und lagen frei neben denselben in der Körperflüssigkeit (Fig. 16). Es ist jedoch sehr fraglich, ob das Fett erst durch Platzen der Zellen frei wird. Wahrscheinlich ist letztere Erscheinung auf eine Verletzung der Zellen während des Schneidens des Objekts zurückzuführen. Die ausschließliche Lage der Zellen in nächster Nähe der Nährkammern drängt die Vermutung auf, daß sie, indem eine Spaltung und Lösung des Fettes eintritt, an der Stoffversorgung der Nährkammer und indirekt an der Ernährung des Eies Anteil nehmen.

Die Untersuchungen an Schnitten wurden ergänzt durch Beobachtungen am lebenden Objekt, indem ich lebende Tiere in physiologischer Kochsalzlösung zerzupfte. Man erhält ein der Behandlung

durch Färbung ganz entgegengesetztes Bild. Die hier durch ihre dunkle Farbe hervortretenden Nährkammern sind im Leben glasklar durchsichtig und stark lichtbrechend. Im Innern sieht man deutlich sich die großen ovalen Kerne der Nährzellen abgrenzen. In diesen erkennt man auch die gewundenen Chromatinbänder, welche die stärkste Lichtbrechung aufweisen und deshalb sich deutlich in den Kernen herausheben. Diese Feststellungen sind eine wichtige Ergänzung zu den Untersuchungen am konservierten und gefärbten Objekt, da sie die Garantie dafür geben, daß man es bei Bildungen wie den Chromatinfiguren in den Nährzellkernen nicht mit später durch die Fixierung hervorgerufenen Veränderungen des Kerninhalts zu tun hat.

Die Verbindung zwischen Eizelle und Kern bildet der Nährstrang. Untersuchungen, die über die Eiernährung bei Hemipteren von KORSCHOLT und später von GROSS angestellt wurden, führten zu dem Ergebnis, daß ein Teil der Nährzellen im Zentrum der Endkammer der Hemipteren der Auflösung anheimfalle. Dadurch sollte in der Endkammer ein protoplasmatischer Raum entstehen, mit dem durch ihre Nährstränge einerseits die Nähr-, andererseits die Eizellen in Verbindung ständen. Diese Ansicht bekämpfte WIELOWIEYSKI (35), indem er nachwies, daß sich durch Zerzupfen der Eiröhren die Eier mit zugehörigen Nährzellen, verbunden durch einen sich zu den Nährzellen verzweigenden Nährstrang, isolieren lassen. Danach bestände also der angebliche protoplasmatische Raum aus zahlreichen nebeneinander verlaufenden Nährsträngen.

Bei den Cocciden liegt der Fall insofern etwas einfacher, als jedes Ei mit seinen Nährzellen schon von Anfang an eine isolierte Anlage darstellt. Bei der Untersuchung über die Art der Verbindung zwischen Eizelle und Nährkammer fand ich die Angaben WIELOWIEYSKI's für die Cocciden bestätigt. Der Nährstrang zieht deutlich begrenzt durch den engen Hals zwischen Ei- und Nährkammer hindurch. Er dringt nicht ganz bis ins Zentrum der Nährkammer ein (Fig. 12) und verzweigt sich hier in soviel Äste, als Nährzellen in der Endkammer enthalten sind. Natürlich werden auf einem Schnitt nicht alle Verzweigungen getroffen. Besonders deutlich werden diese in Präparaten, die durch die Fixierung Schrumpfungen erlitten haben und für andere Untersuchungen unbrauchbar geworden sind. Den Schnitt durch ein solches Präparat von *Pseudococcus* zeigt Fig. 17. Hier sind fast alle Verästelungen des Nährstranges sichtbar, weil der Schnitt die Nährkammer nicht genau in

der Längsachse traf. Wie Fig. 12 zeigt, ist die Verbindung des Nährstranges mit den Nährzellen eine vollkommene. Dennoch läßt sich bei genauerer Betrachtung eine deutliche Grenze zwischen dem Plasma der Nährzelle und dem des Nährstranges wahrnehmen. Das Nährzellplasma weist nämlich, wie oben erwähnt, fein verteilte dunklere Flocken auf. Wo jedoch der Nährstrang seinen Ursprung nimmt, fehlen diese vollkommen, und das Plasma ist ganz homogen (Fig. 12).

Im Längsschnitt zeigt der Nährstrang die oft beschriebene feine Längsstreifung (Fig. 12 u. 17). Es wurden von einigen Forschern Vermutungen ausgesprochen, daß diese feinen Längslinien durch den Transport von kleinen Körperchen zustande kämen, die dem Ei zugeführt würden und sich in der Richtung der Strömung anordneten. Anhaltspunkte für diese Annahme konnte ich aber nicht gewinnen. Das Plasma des Nährstranges ist, abgesehen von seiner Streifung, ganz homogen. Erst wenn er in das Ei eindringt, treten dunkle Körnchen an den Grenzen seines Plasmas gegen die Vacuolen des Eiplasmas auf, Vorgänge, auf die später näher eingegangen werden soll. Eine andere, untergeordnete Erscheinung macht sich noch bisweilen an älteren Stadien bemerkbar, wenn der ganze Eiinhalt bereits vacuolisiert ist. Man sieht dann oft dort, wo der Nährstrang mit den Nährzellen in Verbindung steht, kleine hellere Bläschen erscheinen; der Nährstrang selbst bleibt in seinem ganzen Verlaufe frei von diesen Bildungen. Die Färbung des Nährstranges stimmt immer mit derjenigen des Nährzellplasmas überein, kann höchstens bisweilen etwas dunkler sein, wird aber durch den Farbumschlag im weiter entwickelten Ei nicht beeinflusst.

2. Die Eizelle.

Wie schon erwähnt, läßt sich die Eizelle in den jüngsten Anlagen meist von den Nährzellen durch den kleineren Nucleolus unterscheiden. Die Kernabgrenzung wird in der Eizelle früher als in den Nährzellen deutlich. Dabei zeigen sich in der Eizelle ganz ähnliche Bilder, wie sie schon für die Nährzellen beschrieben wurden. Um den Nucleolus erkennt man (Fig. 9) einen Ring dunkler Körnchen, den WILL in Eizellen anderer Hemisphären auch sah und in Beziehung brachte zur Bildung der Kernmembran, wie schon oben erwähnt.

Die weitere Ausbildung des Eies läßt in der Hauptsache 2 Phasen unterscheiden. Während der ersten findet nur eine Vermehrung der das Keimbläschen umgebenden Plasmamasse statt. Mit

Beginn der zweiten setzt die Umwandlung fast des ganzen Eiinhaltes in Dottersubstanz ein. Letztere Phase ist zugleich mit der stärksten Volumvergrößerung des Eies verbunden.

Die 1. Phase nimmt ihren Anfang mit vollkommener Deutlichkeit des Keimbläschens. Dieses nimmt zunächst fast den ganzen Raum der jungen Eizelle ein und ist nur von geringer Plasmamasse umgeben (Fig. 11). Es ist zunächst noch kugelförmig und ganz hell, tritt demnach in dem dunkel gefärbten Plasma deutlich hervor. Im Inneren zeigt es einen im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Nährzellkernen kleinen, exzentrisch gelegenen Nucleolus. Das übrige Chromatin ist so fein im Kern verteilt, daß es dem Auge nur als ganz schwache Punktierung erscheint. Das Plasma nimmt bald an Quantität zu, wodurch die Eizelle eine länglich ovale Gestalt erhält, da zugleich an der Verbindungsstelle zwischen Ei- und Nährkammer die Einschnürung stärker wird. Dieser länglich ovalen Form paßt sich auch das Keimbläschen in seiner äußeren Gestalt an, denn seine anfangs kugelige Form zieht sich auch mehr in die Länge und gleicht schließlich der des Eies im kleinen (Fig. 14 u. 19). Das Plasma der Eizelle stimmt während der 1. Entwicklungsphase im Aussehen mit dem der Nährzellen überein. Es ist wie dieses sehr dunkel gefärbt, besonders bei Behandlung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin. In ihm verteilt bemerkt man zahlreiche dunklere Flocken (Fig. 18).

Eine Zeitlang bewahrt das Keimbläschen sein oben geschildertes typisches Aussehen. Es hat während des Größenwachstums des Eies nur wenig an Umfang zugenommen und erfährt erst ganz gegen Schluß seiner Sichtbarkeit in der Eizelle im Laufe der 2. Entwicklungsphase noch eine letzte, auffallendere Größenzunahme. Der Beginn der 2. Phase kündigt sich, schon bevor er im Ei-Plasma deutlich in die Erscheinung tritt, durch vorbereitende Veränderungen an, die im Keimbläschen stattfinden. Die vorher äußerst feine, durch das Chromatin hervorgerufene Punktierung wird gröber (Fig. 18). Der Nucleolus nimmt etwas an Größe zu. Damit mag es zusammenhängen, daß er gerade während dieser Zeit bisweilen bei Färbung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin als ein stark lichtbrechendes, fast ungefärbtes Körperchen erscheint (Fig. 19). Später wird seine Färbung wieder dunkler, doch zeigt er sich auch bei gut differenzierter Färbung mit Eisenhämatoxylin in ganz schwachem Maße durchsichtig. Ein etwas älteres Keimbläschen zeigt uns Fig. 19. Hier ist das Bild schon ein ganz anderes. Das Chromatin tritt

uns jetzt in Form größerer Brocken entgegen, die auf den Kreuzungspunkten eines schwächer sichtbaren Maschenwerkes angeordnet sind. Die maschenartigen Verbindungen zwischen den Chromatinteilchen ziehen kreuz und quer durch den Kern und strahlen auch auf den Nucleolus zu. Dieser ist meist von einem dunklen Hof chromatischer Substanz umgeben, der mit den Strahlen des Maschennetzes durch Ausläufer in Verbindung tritt. Dieser chromatische Hof hat als solcher jedoch keine lange Lebensdauer. Er macht anderen Erscheinungen Platz, die mit dem Beginn der 2. Entwicklungsphase der Eizelle einsetzen.

Bei der Schilderung dieses 2. Abschnitts der Eientwicklung ist es wiederum geboten, eine gesonderte Betrachtung von *Pseudococcus* und *Lecanium* vorzunehmen, da beide Arten in Einzelheiten wesentliche Verschiedenheiten zeigen. Ich beginne die Darstellung mit *Pseudococcus*. Die eingreifenden Vorgänge im Eiplasma setzen bei *Pseudococcus* zugleich im Keimbläschen mit einer Erscheinung ein, die sich durch die außerordentliche Regelmäßigkeit ihres Auftretens auszeichnet. Das vorher mit größeren Chromatinbrocken besetzte Maschennetz beginnt sich nämlich deutlich von der Kernwand abzuheben (Fig. 20), jedoch geschieht dies nicht auf allen Seiten in gleicher Weise, vielmehr erfolgt die Lostrennung exzentrisch. Da der Nucleolus eigentlich stets eine exzentrische Lage im Kern einnimmt, so ist es sehr wahrscheinlich, daß er diese Unregelmäßigkeit der Erscheinung beeinflusst. Selbstverständlich kann, wenn der Schnitt in einer anderen Ebene erfolgte, oft eine gleichmäßige Abhebung des Kerninnern vorgetäuscht werden. Durch die allseitige Loslösung des Maschennetzes mit seinem Chromatin erfährt dieses eine Kontraktion seiner Gesamtmasse. In seinem Innern liegt noch immer etwas exzentrisch der dunkel gefärbte Nucleolus. Die maschenartige Struktur des übrigen Inhaltes läßt sich jedoch nicht mehr erkennen. Dafür haben die einzelnen Chromatingranula schärfere Umrisse erhalten, und ihre Tingierbarkeit hat stark zugenommen. Sie erscheinen jetzt als schwarze Granula von verschiedener Größe. Die ganze abgehobene Masse, in der die Chromatingranula eingebettet liegen, beginnt sich mit Eosin, zunächst noch schwach, jedoch bereits genügend zu färben, um als dunklerer Komplex im Kerne sich herauszuheben. Mit den Wandungen des Kernes steht das Ganze durch feine Ausläufer in Verbindung, die sich nur bei starkem Abblenden wahrnehmen lassen. In diesem Falle beobachtet man auch, daß die Kernwandung von einer dünnen Schicht der-

selben Substanz bedeckt ist, die dem Kerninnern Ausläufer entgegenendet. Der ganze kontrahierte Körper im Innern ist also gewissermaßen an diesen Fäden aufgehängt. Der durch die Kontraktion zwischen Kernwandung und kontrahierter Masse entstandene Raum zeigt keinerlei Struktur und Färbung, es hat sich demnach das ganze Kerngerüst mit dem auf ihm verteilten Chromatin bis auf wenige Reste an der Wandung um den Nucleolus zusammengezogen. Die Loslösung des Kerngerüsts tritt derartig regelmäßig bei beiden angewendeten Fixierungsmethoden ein, daß sie nicht nur ein zufälliges Erzeugnis der Konservierung sein kann. Betreffs der beiden Färbemethoden macht sich insofern ein Unterschied bemerkbar, als die Färbung mit Eisenhämatoxylin die Chromatingranula im kontrahierten Kerninnern viel schärfer und schwärzer hervortreten läßt. Der gleiche Unterschied zeigt sich ja schon an den Chromidien der Nährzellkerne.

Durch die im Vorhergehenden geschilderte Erscheinung zeigt das Keimbläschen eine Parallele zu den Vorgängen im Eiplasma, die zur Vacuolisation des Einnern führen. Die ersten kleinen Vacuolen treten — auch bei *Lecanium* — in dem Augenblick auf, in dem das Kerngerüst des Keimbläschens beginnt sich zu kontrahieren. Man bemerkt sie zunächst in unmittelbarer Umgebung des Keimbläschens. Über ihre Entstehung lassen sich bei *Pseudococcus* sehr interessante Beobachtungen machen. Wenn sich nämlich das Kerngerüst abzuheben beginnt, findet man auf der Oberfläche des Keimbläschens eine geringe Anzahl großer Chromatinbrocken in gleichen Abständen liegen (Fig. 20). Dieses höchst auffällige Bild läßt sich schon bei geringeren Vergrößerungen erkennen. Forscht man auf früheren Stadien nach, um die Herkunft dieser Gebilde zu ermitteln, so läßt sich von ihnen nichts bemerken. Einerseits könnte ihre Substanz durch den Nährstrang dem Ei zugeführt worden sein, es lassen sich jedoch vorher im Plasma keine auffallenden chromatischen Elemente nachweisen. Andererseits könnte man an eine Auswanderung aus dem Keimbläschen denken, aber derartig große Chromatinkörper von so scharfen Umrissen sind hier in diesem Alter noch nicht aufzufinden. Immerhin aber ist es nicht von der Hand zu weisen, daß das Keimbläschen durch seine Gegenwart einen bestimmenden Einfluß auf die Bildung und Anordnung der Körper ausübt. Das weitere Schicksal dieser Chromatinbrocken veranschaulicht eine Reihe von Figuren (Figg. 20, 14, 21, 22), da sich in den Schnitten eine große Anzahl aufeinander folgender Stadien finden

ließen. In Fig. 20 liegen die Chromatinbrocken der Oberfläche des Keimbläschens noch dicht auf, sind von beträchtlicher Größe und zeigen keinerlei Zerfall in kleinere Teilprodukte. Ein etwas späteres Stadium zeigt Fig. 14. Zunächst sind die schwarzen Körper ein kleines Stück von der Keimbläschenoberfläche abgerückt. Sie umgeben es aber noch in derselben geringen Anzahl in regelmäßigen Abständen. Während die meisten von ihnen noch groß und deutlich sind, sind ein paar offenbar in kleinere Stücke zerfallen. An einer Stelle finden wir sogar in der Reihe der Chromatinkörner eine Vacuole, wo eigentlich einer der Körper liegen sollte. Hier hat sich scheinbar der Körper zu einer Vacuole gelöst. Die Wandung der Vacuole zeigt sich noch umgeben von winzigen Granula. Ergänzungen zu diesen Feststellungen bieten die Figg. 21 u. 22. Fig. 21 zeigt uns recht deutlich, daß tatsächlich ein Zerfall der Chromatinkörper stattgefunden hat, denn wir finden statt derselben in gleichen Abständen um das Keimbläschen Häufchen kleiner schwarzer Körnchen in einer Anordnung, die genau der der großen Chromatinkörner der Fig. 20 entspricht. Fig. 22 läßt in wunderbarer Deutlichkeit erkennen, daß die zerfallenden Körner zur Vacuolenbildung in Beziehung stehen, denn wie in Fig. 21 Häufchen von Körnchen, so treffen wir hier in gleicher regelmäßiger Anordnung um den Kern eben entstandene, noch kleine Vacuolen. In diesen, teilweise an ihrem Rande, teilweise auch ganz im Inneren liegend, sieht man noch größere oder kleinere Chromatinbrocken, die scheinbar einem weiteren Zerfall entgegengehen, denn zum Schluß findet man nur noch einige winzige Körnchen an der Wandung der Vacuolen liegen. Nach allen diesen Beobachtungen scheint der Anstoß zur Dotterbildung im Ei vom Keimbläschen auszugehen. Die Bildung der Dottervacuolen findet unter beiderseitiger Beteiligung von Keimbläschen und Plasma statt. Die gefundenen Resultate machen es wahrscheinlich, daß das Keimbläschen für diesen Prozeß chromatinartige Substanzen liefert, die von dem Eiplasma gelöst werden und sich als Vacuolen im Ei ansammeln.

In den Vacuolen läßt sich kein gerinnbarer und färbbarer Inhalt nachweisen. Bei der Färbung nach DELAFIELD schienen die anfangs entstehenden kleinen Vacuolen trotzdem in schwachem Maße Farbe anzunehmen, eine Erscheinung, die jedoch auf einer Täuschung beruht. Sie wird hervorgerufen durch die geringe Größe der ersten Vacuolen, die zunächst noch nicht die Dicke eines Schnittes erreichen. Infolgedessen scheint das darunter- oder darüberliegende

Plasma durch sie hindurch und verleiht ihnen eine entsprechende, aber etwas hellere Färbung. Von einer bestimmten Größenstufe der Vacuolen ab trifft man diese Erscheinung nicht mehr. Ebenso ist es verständlich, daß bei weiter fortgeschrittener Vacuolisation und entsprechend hellerem Hintergrunde nunmehr auch die kleinen Vacuolen nicht mehr gefärbt erscheinen. Die Vacuolen wachsen weiterhin in bedeutendem Maße und füllen allmählich das ganze Ei gleichmäßig an (Fig. 8).

Ist die Vacuolisation bis zu solcher Ausdehnung vorgeschritten, so nimmt das Plasma in verhältnismäßig nur geringer Masse die Zwischenräume der Vacuolen ein. Es hat mit dem Beginn der Vacuolisation ebenfalls eine innere Umwandlung durchgemacht, die zunächst besonders in veränderter Färbbarkeit zum Ausdruck kommt. Während es sich vorher mit Hämatoxylin dunkel färbte, nimmt es jetzt diesen Farbstoff nicht mehr an, ohne Unterschied, ob man DELAFIELD'sches oder Eisenhämatoxylin anwendet. Dafür zeigt es aber bei Behandlung mit Eosin diesem Stoff gegenüber Färbungsvermögen. In seiner inneren Struktur zeigt es insofern Veränderungen, als die anfangs beschriebenen gleichmäßig in ihm verteilten Granula größeren dunkleren Schollen sehr verschiedener Größe Platz machen, wie sie Fig. 24 erkennen läßt. Sie färben sich nur um ein wenig dunkler als die Grundsubstanz, in der sie eingebettet liegen, treten also nicht sonderlich hervor. Nach diesen Ergebnissen ist das jetzt in der Eizelle enthaltene Plasma nicht mehr mit demjenigen identisch, das durch den Nährstrang dem Ei zugeführt wird. Es gehen neben der Bildung von Vacuolen also auch chemische Veränderungen des Plasmas selbst einher, kenntlich an dem Farbumschlag und an veränderter innerer Struktur.

Es bleibt noch übrig, die Vorgänge weiter zu verfolgen, die sich währenddessen im Keimbläschen beobachten lassen. Es war zuletzt geschildert worden, wie das Kerngerüst sich von der Kernwand abhob und kontrahierte. Diese Kontraktion schreitet zunächst weiter fort und bewirkt, daß der Nucleolus von einer rundlichen Masse umgeben ist, die wiederum in dem größeren Kerninnern aufgehängt schwebt (Fig. 23). Zeigte die Grundmasse der kontrahierten Substanz schon vorher eine schwache Färbbarkeit durch Eosin, so nimmt diese mit fortschreitender Zusammenziehung noch weiter zu, so daß schließlich im Kerninnern ein rötlicher Körper mit zentralem Nucleolus liegt, ein für ältere Eianlagen der Cocciden sehr charakteristisches Bild (Fig. 23). Der Nucleolus zeigt keinerlei

auffällige Veränderung, wohl dagegen die im Kerngerüst sichtbaren Chromatinkörnchen. Diese hatten schon bei Beginn der Kontraktion bestimmtere Gestalt angenommen. Jetzt werden sie noch deutlicher und größer und färben sich tiefschwarz (Fig. 23). Da sich im Ei-plasma neben den wachsenden Vacuolen noch wieder kleinere bilden, so suchte ich nach weiteren Chromatinansammlungen an der Außenseite des Keimbläschens, indem ich annahm, daß auch die späteren Vacuolen deutlich ihre Entstehung erkennen lassen müßten. Das scheint jedoch nicht der Fall zu sein. Nur ausnahmsweise beobachtete ich bei weiter fortgeschrittener Kontraktion einen Fall, wie ihn Fig. 23 darstellt. Außer einer kleinen, eben entstandenen Vacuole sieht man außerhalb des Keimbläschens ein paar dunkle Granula, die zum Teil in Zerfall begriffen sind. Eine gleichmäßige Anordnung um den Kern ist jedoch nicht zu erkennen. Im übrigen ist offenbar im Ei-plasma schon Stoff zu weiterer Vacuolenerzeugung enthalten, was sich schon dadurch zu erkennen gibt, daß die vorhandenen Vacuolen beständig ihre Masse vermehren. Wenn wirklich die späteren Vacuolen auf dieselbe Weise wie die ersten ihren Ursprung nähmen, könnten dem Beobachter die dabei entstehenden, auffallenden Bilder nicht entgehen. Außerdem müßte sich nachweisen lassen, daß die kleineren Vacuolen eine Ansammlung um das Keimbläschen zeigen, in dessen nächster Umgebung sie entstehen müßten. Auch für diesen Punkt findet man keinerlei Anhalt, vielmehr sieht man die kleinen Vacuolen auf späteren Stadien gleichmäßig unter die großen verteilt. Demnach geben die merkwürdigen Vorgänge, wie sie die Figg. 20, 14, 21 und 22 darstellen, scheinbar nur den ersten Anstoß zur Bildung der Dottervacuolen. Wenn später wirklich noch chromatische Substanz aus dem Kern ins Plasma geht, muß diese hier in einer durch Färbung nicht sichtbar zu machenden Form auftreten.

Vielleicht können über diese Fragen zum Teil noch ältere Stadien von Keimbläschen Auskunft geben. Dieselben lassen sich jedoch dem bisher beschriebenen Entwicklungsgang so wenig angliedern, daß eine klare Deutung der Verhältnisse sehr schwierig ist. Man findet diese im Stadium, wo das Keimbläschen schon im Verschwinden begriffen ist, und aus diesem Umstande erklärt sich auch die Dürftigkeit ihres Auftretens. Die betreffenden Verhältnisse werden dargestellt durch die Fig. 24. Das Keimbläschen tritt aus dem hellrot gefärbten Plasma kaum hervor, und ich machte mehrfach die Beobachtung, daß es mir beim Durch-

mustern des Schnittes selbst bei stärkerer Vergrößerung einfach entgangen war. Früheren Altersstufen gegenüber machen sich sofort folgende Unterschiede bemerkbar. Erstens hat die absolute Größe des Keimbläschens stark zugenommen. Ferner ist von einem kontrahierten Kerngerüst, wie es bei jüngeren Eiern stets sofort in die Augen fiel, keine Andeutung mehr vorhanden. Man findet durch das Keimbläschen verteilt eine hellrote Substanz, die hier stärkere Anhäufung, dort hellere Lücken zwischen sich erkennen läßt. Eine besondere Struktur läßt sich sonst nicht beobachten. Die Färbung gleicht in ihrer Stärke und Abtönung vollkommen der des Plasmas und hat zur Folge, daß das Keimbläschen im Plasma so leicht übersehen wird. Die Aufmerksamkeit des Beobachters lenkt es nur durch eine Anzahl kugelrunder, größerer Körper von tiefschwarzer Farbe (Fig. 24) auf sich, die wahllos in ihm verteilt liegen. Sie sind von annähernd gleicher Größe und finden sich nur innerhalb des Keimbläschens. Wie aus der ganzen Beschreibung hervorgeht, ist das Bild desselben ein wesentlich anderes geworden. Zwischenstufen zwischen einem Stadium starker Kontraktion des Kerngerüsts (wie es etwa Fig. 23 darstellt) und dem vorliegenden konnte ich nicht auffinden. Dieser Umstand führt zu der Annahme, daß der Übergang von einem Stadium zum anderen sehr rasch vor sich gehen muß oder daß die Eientwicklung Perioden aufweist. Die vorher kontrahierte, eosinrote Masse müßte sich dabei wieder im Keimbläschen in bald dichter, bald spärlicherer Anhäufung verteilen und so demselben eine ziemlich gleichmäßige hellrote Tönung verleihen. Die schwarzen darin eingebetteten Körper wären dann von den schon früher im Wachsen begriffenen Chromatinkörnern herzuleiten. Über ihren weiteren Verbleib geben ältere Schnitte keine Auskunft mehr. Hier können später die noch zu schildernden Verhältnisse bei *Lecanium* vielleicht zur Ergänzung herangezogen werden. Rätselhaft muß auch das Verhalten des Nucleolus bleiben. Auf dieser Altersstufe findet man ihn im Keimbläschen nicht mehr. Entweder ist er vollständig verschwunden, oder er ist wegen annähernd gleicher Größe mit den Chromatinkugeln mit diesen verwechselt worden.

Wie schon in den ersten Veränderungen im Keimbläschen bei beiden Arten eine weitgehende Übereinstimmung festzustellen ist, so finden wir diese hier auch weiterhin im großen und ganzen gewahrt. Mit dem Auftreten der ersten Vacuolen im Eiplasma beginnt auch bei *Lecanium* die Abhebung des Kerngerüsts und die

weitere Kontraktion desselben. Dabei läßt sich auch hier ein allmählich immer kräftigeres Hervortreten der Chromatingranula beobachten. Die kontrahierte Masse färbt sich immer stärker mit Eosin und bildet schließlich eine dunkle runde Masse um den Nucleolus, wie Fig. 25 darstellt. Auf dieser Figur kommen die Chromatingranula nicht in der auf früheren Abbildungen wiedergegebenen Deutlichkeit zum Ausdruck, weil der betreffende Schnitt mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin gefärbt wurde. Als ich derartige Bilder wie das hier wiedergegebene zuerst sah und den ganzen geschilderten Entwicklungsgang noch nicht verfolgt hatte, hielt ich die kontrahierte Kugel im Keimbläschen ohne weiteres für einen Nucleolus, der sich in zwei verschiedene Substanzen gesondert habe. Da sich bei anderen Insecten nicht in demselben Maße die Möglichkeit bietet, aus den wenigen vorhandenen Eizellen sofort eine klare Entwicklungsreihe herauszuerkennen, wie es bei den Cocciden der Fall ist, so ist es nicht unmöglich, daß manche Angaben über die Sonderung des Nucleolus in zwei verschieden färbbare Substanzen auf derartige Verhältnisse zurückzuführen sind, wie sie Fig. 25 veranschaulicht. So erwähnt z. B. LEYDIG das Vorkommen derartiger Erscheinungen im Keimbläschen von *Stenobothrus*.

Nimmt die Kontraktion des Kerninhaltes bei Beginn der Dottervacuolenbildung auch bei beiden Arten den gleichen Verlauf, so sucht man doch vergebens bei *Lecanium* nach den auffallenden Chromatinanordnungen um das Keimbläschen, die den ersten Anlaß zur Vacuolenbildung bei *Pseudococcus* geben. Da bei so nahe verwandten Arten jedoch annähernd übereinstimmende chemische Vorgänge zur Dottervacuolenbildung führen dürften, so ist wohl anzunehmen, daß in dem einen Falle die unter dem Einfluß des Kernes gebildete Substanz gelöst bleibt, also im Plasma nicht in fester Form sichtbar wird, während im anderen Falle die betreffenden Stoffe an der Peripherie des Kernes zunächst feste Form annehmen und sich erst bei der Dottervacuolenbildung wieder lösen. Ersterer Fall würde dann den Verhältnissen bei *Lecanium* entsprechen. Daß in der Tat bei dieser Art eine Mitwirkung des Keimbläschens bei den Umwandlungen im Ei stattfindet, läßt sich daran erkennen, daß die ersten Vacuolen in nächster Nähe des Keimbläschens ihren Ursprung nehmen (Fig. 26). Den veränderten Umständen entsprechend zeigen dieselben jedoch nicht die regelmäßige Anordnung um den Kern, wie wir es bei *Pseudococcus* kennen gelernt haben. Dies läßt sich mit der oben gegebenen Deutung der Verschiedenheit der Vorgänge bei

beiden Arten vereinbaren. Eine regelmäßige Anordnung können die ersten Vacuolen eben nur zeigen, wenn ihr Entstehen an Körper geknüpft ist, die diese Anordnung zeigen. Fig. 26 läßt ferner noch erkennen, daß bei *Lecanium* in dieser Altersstufe ein schmaler hellerer Hof von Plasma das Keimbläschen umgibt. Derselbe setzt auch gegen das umliegende Plasma mit ziemlich scharfer Grenze ab und unterscheidet sich von letzteren außerdem dadurch, daß er frei von den in jenem gleichmäßig verteilten dunkleren Körnern ist.

Erwähnung finden muß hier auch ein Unterschied, den ich erhielt, je nachdem ich die Objekte mit Sublimatalkohol fixierte und mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin färbte oder mit Osmiumsäuregemisch konservierte und mit Eisenhämatoxylin färbte. Im ersterem Falle fand ich das Eiplasma während fortschreitender Vacuolisation von zahllosen kleinen, bei starker Vergrößerung deutlich hervortretenden Granula erfüllt, wie Fig. 27 erkennen läßt. Sie sind durch das ganze Plasma verteilt, scharen sich aber besonders um die Vacuolen. Stoßen mehrere Vacuolen aneinander, so sind die Zwischenräume zwischen ihnen dicht mit den Körnchen angefüllt. Um das Kernbläschen sieht man eine Zone, die deutlich frei von ihnen ist, ebenso eine Schicht, die an der Peripherie der Eizelle an das Eiepithel grenzt. Bei der Behandlung mit Osmiumsäuregemisch und Eisenhämatoxylin traten solche Granula nicht stärker hervor als bereits in den früheren Stadien. Schon aus letzterem Umstande liegt es nahe, die in dem angeführten Falle ausnahmsweise deutlich sichtbaren Granula zurückzuführen auf die dunklen Körperchen, die von Anfang an das Plasma erfüllen. DEMANDT (5) beobachtete bei Dytisciden eine Anhäufung solcher Chromidien besonders am Nährpole und um den Kern der Eizelle und bringt aus ersterem Grunde ihre Herkunft in Beziehung zu den Nährzellen. Wie aber aus meiner Schilderung der Verhältnisse bei den Cocciden hervorgeht, läßt sich eine derartige Anordnung hier nicht beobachten. Bisweilen kann man freilich das durch den Nährstrang zugeführte, dunkel getönte Nährzellenplasma in seinem Strome ein Stückchen in das hellrot gefärbte vacuolisierte Eiplasma verfolgen, ohne daß deshalb an dieser Stelle von einer Anhäufung von Chromidien die Rede sein kann. Eine Wanderung fester Teilchen aus den Nährzellen ins Ei wurde ja schon im Anfange vorliegender Arbeit für die Cocciden zurückgewiesen. Auch ist keine Chromidienanhäufung um das Keimbläschen zu beobachten, im Gegenteil zeichnet sich dieses gerade, wie schon erwähnt, durch einen körnchenfreien Hof um sich aus. Eben-

sowenig scheint mir für die Cocciden eine Annahme Geltung zu haben, die GURWITSCH (12) in einer allgemeinen Betrachtung über die Dotterbildung in Eiern ausspricht. Danach sollen die Chromidien durch Auskrystallisieren aus einer Mutterlauge, die sich in den Vacuolen findet, entstehen. Wenn, wie ich annehmen möchte, die bei der Behandlung mit Sublimatalkohol und DELAFIELD-Hämatoxylin deutlicher hervortretenden Körnchen mit der schon von Anfang an vorhandenen weniger auffälligen Granulierung des Plasmas identisch sind, ist ein Auskrystallisieren aus den Vacuolen natürlich nicht möglich, weil letztere erst später in der Eizelle ihren Ursprung nehmen.

Mit fortschreitender Entwicklung des Eies schwinden die Granula, und das zwischen den Vacuolen vorhandene Plasma nimmt eine Struktur an, wie ich sie schon für dieselbe Altersstufe bei *Pseudococcus* beschrieb. Man sieht in homogener Grundsubstanz größere, etwas dunklere Massen liegen (Fig. 28). Zugleich macht sich aber eine Erscheinung geltend, von der sich bei *Pseudococcus* nicht die geringsten Spuren nachweisen lassen. Sie stellt scheinbar eine letzte Phase der Reservestoffausbildung im Ei dar. Bei Objekten, die mit Osmiumsäuregemisch fixiert wurden, treten nämlich im Plasma große, tiefschwarz gefärbte Körper von kugelfunder Gestalt auf, wie Fig. 28 schon eine ganze Reihe zeigt. Ihrer Natur nach sind sie als Fetttropfen anzusehen, denn sie werden nur bei einer Fixierung mit FLEMMING'scher Lösung sichtbar und sind bei Konservierung mit Sublimatalkohol und nachheriger Färbung mit Hämatoxylin kaum von dem sonstigen Plasma zu unterscheiden; sie färben sich nämlich mit Eosin hellrot. Zum Unterschied von dem eigentlichen Plasma lassen sie nur eine kaum erkennbare maschenartige Struktur sehen. Ihre kugelförmige Gestalt verrät sie am leichtesten. Über die Entstehungsweise dieser Fetttropfen konnte ich nichts Näheres feststellen; man findet sie in älteren Eianlagen in verschiedener Größe. Ihre Zahl nimmt weiterhin bedeutend zu. Sie lagern sich allmählich so dicht im Ei, daß sie sich gegenseitig abplatteten (Fig. 29). Währenddessen machen sie aber auch eine chemische Umwandlung durch, die sich in verminderter Färbbarkeit durch Osmiumsäuregemisch zu erkennen gibt. Ihre Umwandlung läßt sich in den einzelnen Körpern direkt verfolgen, denn man sieht, wie Fig. 29 deutlich zeigt, dieselben ganz allmählich ablassen. Sie gehen dann in eine anscheinend vollkommen homogene, mit Eosin hellrot sich färbende Substanz über. Dieser Umwandlung unterliegt

allmählich die ganze Plasmamasse, welche die Zwischenräume der Vacuolen ausfüllt, so daß schließlich das Ganze eine homogene Struktur erhält. Ist dies geschehen, dann hat allem Anscheine nach die Bildung der Reservestoffe im Ei ihr Ende erreicht. Die weitere Zufuhr von den Nährzellen her hört auf.

Ich habe nun noch die Beschreibung der weiteren Veränderung des Keimbläschens nachzuholen, dessen Inhalt sich immer stärker kontrahiert hatte. Schon bei *Pseudococcus* sahen wir, daß diesem Zustande zuletzt ein Stadium folgt, das von dem vorhergehenden vollkommen abweicht. Dieselbe Erscheinung läßt sich auch für *Lecanium* nachweisen. Die Kontraktion des Kerninhalts schwindet. Der ganze Kerninhalt färbt sich mit Eosin hellrot. Bei *Pseudococcus* war sie ungleichmäßig wolkig durch dasselbe verteilt. *Lecanium* unterscheidet sich dadurch, daß das ganze Keimbläschen jetzt vollkommen homogen erscheint (Fig. 31). In gleicher Weise wie bei *Pseudococcus* ist diese Altersstufe des Keimbläschens auch bei *Lecanium* ausgezeichnet durch das Auftreten der größeren, rundlichen, tief-schwarz sich färbenden Körper. Ich beobachtete sie hier jedoch in wechselnder Größe. Ein besonderer Nucleolus läßt sich ebenfalls hier nicht mehr erkennen. Was die Entstehung dieser Verhältnisse anlangt, so scheint mir Fig. 30 ein Zwischenstadium darzustellen. Man bemerkt hier noch ein kontrahiertes Kerngerüst, doch tritt es in seiner Färbung nicht mehr so hervor, weil sich der übrige Kernraum schon etwas zu färben beginnt. Nach Fig. 30 hat es den Anschein, daß die Kontraktion im Kerne ein Ende hat, wenn die in der kontrahierten Masse liegenden chromatischen Körper dieselbe verlassen haben und frei im Kernsaft liegen. Jedenfalls sehen wir auf der betreffenden Figur die schwarz gefärbten Gebilde teils schon im Kernsaft, teils an der Peripherie der kontrahierten Masse liegen. Diese selbst erscheint sehr hell und im Gegensatz zu früheren Verhältnissen frei von weiterem chromatinartig sich färbendem Inhalt. Fig. 31 stellt dann ein letztes Stadium des Keimbläschens dar, wie man es nur noch selten in den Schnitten entdeckt. Im Vergleich zu früheren Stadien hat es jetzt riesige Dimensionen angenommen. Im Innern sieht man unmittelbar unter der Peripherie noch einige schwarze Kügelchen liegen. Ihre Anordnung an der Grenze des Kernes deutet offenbar darauf hin, daß sie im Begriff sind, in das Eiplasma überzugehen, um hier gelöst zu werden. Aus allem scheint hervorzugehen, daß die im Keimbläschen sichtbaren chromatischen Bestandteile allmählich ins Plasma abgeschieden werden.

Infolgedessen verschwindet das Keimbläschen schließlich vollkommen in dem übereinstimmend gefärbten Plasma.

Faßt man die Hauptergebnisse über die Eizelle kurz zusammen, so läßt sich zunächst eine zweifellose Beziehung des Keimbläschens zu den Vorgängen im Ei-plasma feststellen. Solange nur eine einfache Anhäufung von Dotterbildungssubstanz durch Vermittlung des Nährstranges von den Nährzellen her erfolgt, verharrt der Kern auf dem typischen Keimbläschenstadium. Die beginnende Dottervacuolenbildung wird im Keimbläschen von einer Konzentration des Kerngerüsts begleitet. Daß diese Erscheinung keine durch Fixierung hervorgerufene Schrumpfung darstellen kann, geht schon daraus hervor, daß die Kontraktion mit weitergehender Entwicklung ein deutliches Fortschreiten erkennen läßt. Ihre Bedeutung liegt vielleicht in einer Verdichtung der anfangs schwach sichtbaren chromatischen Substanzen. Eine solche Verdichtung läßt sich ja in der Tat verfolgen. Die betreffenden Stoffe werden während der Dottervacuolenbildung allmählich ins Plasma abgeschieden und nehmen Anteil an den hier vor sich gehenden chemischen Umwandlungen. Bilder einer so intensiven Teilnahme an diesen Umsetzungen, wie sie KORSCHOLT für andere Insecten beschreibt, daß z. B. das Keimbläschen dem Nährstrom pseudopodenartige Fortsätze entgegensende, vermochte ich nicht festzustellen. Ebenso konnte ich keine Lageveränderung des Keimbläschens beobachten. Nach WILL und KORSCHOLT soll es zeitweise an die Oberfläche rücken. Dabei sollen unter teilweisem Schwund der Membran rundliche Tröpfchen austreten. Ein direktes Austreten von Tröpfchen fand ich bei den Cocciden ebenfalls nie.

Wie aus vorliegender Arbeit hervorgeht, findet man schon bei sehr nahestehenden Arten charakteristische Vorgänge in Zelle und Keimbläschen, die nur einer Tierform zukommen, anderen dagegen vollkommen fehlen. Schon aus diesem Grunde scheint es mir nicht angebracht, zu versuchen, die von den verschiedensten Forschern für verschiedene Arten beschriebenen Erscheinungen vergleichend nebeneinander zu stellen, weil wir über die eigentliche Bedeutung derselben meist nichts Sicheres aussagen können. Jeder einzelne Fall kann ein ganz isoliert dastehendes Phänomen darstellen.

3. Das Epithel der Ei- und Nährkammer.

Wie schon in der allgemeinen Darstellung des Entwicklungsganges geschildert wurde, umgibt das Epithel zunächst ganz gleich-

mäßig Nährzellen und Eizelle. Die Zellen des Epithels schließen sich allmählich dichter zusammen. Im Inneren lassen sie nur einen dunklen Nucleolus erkennen (Fig. 9 u. 11). Die Kerngrenzen sind auch hier auf frühen Stadien noch nicht deutlich. Mit dem Wachsen der Ei- und Nährzellen tritt in dem Epithel eine gewisse Sondernung ein. Es beginnt sich um die Eikammer dicht zusammenzudrängen. Dieser Vorgang läuft nun nicht etwa in der Weise ab, daß in dem Epithel um die Eikammer eine Zellvermehrung durch Teilung einsetzt, während dieselbe im Nährkammerepithel unterbleibt. Vielmehr scheint ein Teil des letzteren sich nach der Eikammer hin zu verschieben. Dieser Prozeß hat außer einer starken Dehnung des Nährkammerepithels auch eine deutliche halsartige Einschnürung zwischen Ei- und Nährkammer zur Folge, um die sich das Epithel kragenartig sammendrängt. Hierdurch wird die Nährkammer von der Eikammer vollkommen abgeschnürt, und nur der Nährstrang kann die enge Verbindungsöffnung passieren (Fig. 8).

Wenn wir zunächst die weitere Entwicklung des Nährkammerepithels verfolgen, so nehmen wir wahr, wie dieses durch den eben beschriebenen Vorgang sowie durch das starke Wachstum der Nährzellen stark gedehnt und immer dünner wird. Anfangs ist seine zellige Struktur noch deutlich zu erkennen (Fig. 10), aber um ältere Nährkammern, die ihr Wachstum beendet haben, bildet es nur mehr eine dünne Membran (Fig. 14 u. 15). Diese Hülle um die Nährkammer ist oft auf jüngeren Stadien schon so dünn, daß ich sie im Anfange meiner Untersuchungen völlig übersah und erst an geschrumpften Präparaten auf sie aufmerksam wurde.

Daß dieses Epithel seine zellige Beschaffenheit vollkommen verliert, also einem Metamorphosierungsprozeß unterliegt, beweisen auch die Veränderungen, die man im Innern der Zellen wahrnimmt. Ein deutlich abgegrenzter Kern wird nie in ihnen sichtbar, weil die Metamorphose der Zellen schon früh einsetzt. Der Nucleolus, anfangs noch ein deutlicher, dunkel gefärbter Körper, unterliegt bald einem Zerfall in viele kleine Teilstücke, wie Fig. 10 erkennen läßt. Schließlich verschwindet er ganz. Mit stärkerer Dehnung werden dann auch die Zellgrenzen undeutlich, um endlich völlig zu verschwinden. Am längsten lassen sie sich bei einer Fixierung mit Osmiumsäuregemisch verfolgen.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, daß das Nährkammerepithel lediglich die Aufgabe erfüllen kann, die Nährzellen in einem Komplex zusammenzuhalten. Dem entgegen stehen Beobachtungen

von LUBBOCK (25), denen zufolge aus dem Epithel der Nährkammer, das auch nach LUBBOCK's Angaben sehr flach und schwer sichtbar ist, an der Innenseite grünliche Körnchen ausgeschieden werden sollen. Von derartigen Vorgängen fand ich nicht die geringste Andeutung. Wäre das Nährkammerepithel in der Tat anfangs secretorisch tätig, so mußte sich dies auch ebenso wie in den Nährzellen in der inneren Struktur widerspiegeln. Davon aber ist hier nichts zu bemerken. Demnach kann es nach meiner Ansicht nur eine Rolle spielen als Durchgangsmembran für die Stoffe, die zur weiteren Verarbeitung aus dem Körper in die Nährzellen aufgenommen werden.

Eine weit größere Bedeutung hat das Eikammerepithel, welches die Chorionhülle um das Ei abzuscheiden hat. Es verliert daher auch nie seine zellige Struktur. Auf jüngeren Stadien umgibt es die Eizelle als Cylinderepithel (Fig. 11 u. 14). PREUSSE, der in einer Abhandlung (29) eingehend das Epithel einiger Wasserwanzen (*Nepa* und *Notanecta*) in seiner Entwicklung verfolgte, stellte fest, daß das Epithel junger Eier mehrschichtig ist. Für die sich im Inneren von Eiröhren entwickelnden Eier mag dies zutreffen, bei den Eianlagen der Cocciden ist es jedoch immer einschichtig. Mehrschichtigkeit kann aber vorgetäuscht werden, wenn der Schnitt das Ei etwas tangential trifft, ein Fall, den Fig. 11 zum Teil darstellt. Sowohl PREUSSE wie GROSS (9) nahmen bei Hemipteren in jungem Follikel-epithel Mitosen und Zellteilungen wahr. Demgegenüber scheint bei den Cocciden nach vollendeter Ausbildung der Eianlage und ihrer Elemente keine weitere Zellvermehrung mehr stattzufinden. An älteren Stadien stellen auch GROSS und KÖHLER (15) sie in Abrede.

Da das Ei allmählich eine bedeutende Volumvergrößerung erfährt, so wird das Epithel stark gedehnt und verändert dementsprechend seine äußere Gestalt. Aus dem Cylinderepithel geht es, im Querschnitt betrachtet, zunächst in ein kubisches und schließlich in ein Plattenepithel über, das immer flacher wird. Dieser Entwicklungsgang läßt sich an den Figg. 14, 27, 34 u. 35 verfolgen. Das äußerste Extrem dieser Dehnung des Epithels sehen wir in Fig. 32. Sie stellt ein Stück Epithel dar, das sich von einem fast reifen Ei gelöst hat und dadurch die Verhältnisse besser erkennen läßt. Die Zellen sind ganz flach geworden und zeigen nur dort, wo die ebenfalls ganz abgeflachten Kerne in ihnen liegen, eine schwache Aufwölbung. Wie die Zellen verändern auch die Kerne ihre Längen-

und Breitendimensionen. Im Anfang stehen die länglich elliptischen Kerne aufrecht in den Zellen des Cylinderepithels, wie Fig. 14 zeigt. Wenn das Epithel kubisch geworden ist, zeigen die Kerne desselben einen kreisrunden Querschnitt (Fig. 27). Im Plattenepithel (Fig. 34 u. 35) schließlich finden wir liegende Kerne, die sich mit dem Epithel immer mehr verflachen. Es ergibt sich daraus, daß die Längsachse der Kerne immer derjenigen der Zellen gleichgerichtet ist. Ähnliche Verhältnisse wurden schon kurz für das Keimbläschen erwähnt.

Im Flächenschnitt getroffen, zeigt das Epithel der Eikammer sich zusammengesetzt aus etwa rhombisch gestalteten Zellen, die sich mit den spitzen Ecken ineinanderkeilen (Fig. 33).

Wie schon oben erwähnt, sieht man im jugendlichen Epithel nur die Nucleolen, die eigentlichen Kerngrenzen erkennt man nicht. Diese werden erst verhältnismäßig spät sichtbar, viel später als in den Ei- und Nährzellen. Ihr Erscheinen kündigt sich zunächst durch einen hellen Hof an, der den Nucleolus umgibt und schließlich gegen das Plasma hin eine deutliche Abgrenzung erkennen läßt. Es ist jedoch anzunehmen, daß wie in den Ei- und Nährzellen eine scharfe Kerngrenze von vornherein vorhanden ist, aber bei der anfangs sehr geringen Größe des Objekts nur schwer wahrnehmbar ist. Es liegen dann in den Zellen die elliptischen, bläschenförmigen Kerne mit zentralem Nucleolus (Fig. 14). Einen großen Teil der Entwicklung hindurch bewahren sie eine sehr gleichmäßige innere Struktur. Im Querschnitt erkennt man nach der Peripherie des Kernes zu einen Kranz dunkler Körner (Fig. 14 u. 27). Stellt man nicht scharf auf das Zentrum des Kernes, den Nucleolus, ein, dann scheint oft der ganze Kern von diesen Körnern erfüllt zu sein (Fig. 27). In Wirklichkeit aber handelt es sich um eine Schicht solcher Granula unter der Kernoberfläche. Sie liegen nicht wie in den Nährzellkernen von *Pseudococcus* unmittelbar der inneren Kernwand an, sondern ein Stück von ihr entfernt. Tangential getroffene Kerne zeigen die gleichmäßige Verteilung der Körner unter der Kernoberfläche (Fig. 27). Außer dieser charakteristischen Kernstruktur läßt sich nur noch im Plasma bisweilen eine schwache Granulierung wahrnehmen (Fig. 14 u. 27). Doch tritt das Plasma an Masse erheblich den Kernen gegenüber zurück.

Es muß nun zunächst auf die viel erörterte Frage nach dem Vorkommen von Amitosen im Eiepithel eingegangen werden. Mit diesem Problem beschäftigt sich PREUSSE sehr eingehend in seiner oben

erwähnten Arbeit (29), mit dem Ergebnis, daß bei den untersuchten Hemipteren in jungen Epithelien sowohl Mitosen wie Amitosen, in älteren nur Amitosen stattfinden. In letzterem Falle soll aber bisweilen der Amitose des Kernes eine Zellteilung folgen. Zum Teil finden diese Feststellungen ihre Bestätigung durch GROSS (91) und KÖHLER (15), die in dem Epithel von Hemipteren ebenfalls amitotische Kernteilungen beobachteten, jedoch sollen Zellteilungen nur bei mitotischer Kernteilung stattfinden. Nach GROSS enthält jede Epithelzelle später 2 aneinander gelagerte Kerne. KÖHLER sieht in dieser Amitose eine Flächenvergrößerung des Kernes zwecks intensiverer Funktion bei secretorischer Tätigkeit der Zelle. Wenn nach diesen Befunden wohl eine aus Amitosen hervorgegangene Mehrkernigkeit der Epithelzellen für die Hemipteren anzunehmen wäre, so muß von vornherein betont werden, daß Amitosen und mehrkernige Epithelzellen den Cocciden fehlen, wie schon aus den Figuren hervorgeht.

Durchschnürungen der Nucleolen in den Epithelzellen jedoch, wie sie von PREUSSE als Vorläufer der Amitose der Kerne beschrieben werden, finden sich auch bei den Cocciden, nur mit dem Unterschiede, daß sie nicht von Kernteilungen begleitet sind. Wenn diese Vorgänge vielleicht auch nicht die Regel darstellen, so lassen sie sich doch in nicht zu jungen Epithelzellen häufiger beobachten. Zunächst erfährt der Nucleolus eine Streckung, er erhält eine längliche Form. Dies Stadium zeigt sehr deutlich die Zelle *a* der Fig. 28. Dann schnürt sich der Nucleolus in der Mitte gleichmäßig von allen Seiten ein. Hierdurch erhält er eine biskuit- bis hantelförmige Gestalt, wie die mit *b* bezeichneten Zellen in Fig. 14 und 28 erkennen lassen. Die verdickten Pole dieser Gebilde rücken weiter auseinander, und im gleichen Maße wird ihr Verbindungsstück dünner (Zelle *c* in Fig. 28), um schließlich ganz zu zerreißen. Dann ist eine vollständige Zweiteilung der Nucleolen eingetreten, wie sie ältere Epithelzellen häufig zeigen (Fig. 34). Die aus dieser Durchschnürung hervorgehenden Teilstücke sind an Größe annähernd gleich. Ähnlich schildert dieselben Vorgänge auch PREUSSE für die Epithelzellen der Hemipteren. Es möge noch erwähnt werden, daß der Nucleolus in seiner Längsachse die gleiche Orientierung zeigt wie der Kern. Die Streckung findet bei ihm stets in der Richtung der Längsachse des ganzen Kernbläschens statt, und in dieser Richtung rücken auch die entstehenden Teilstücke auseinander, wie die Figg. 14, 28, 24 und 35 deutlich erkennen lassen.

In den älteren, sich immer mehr verflachenden Epithelzellen werden die Zellgrenzen ganz undeutlich (Fig. 32, 34 u. 35). Der Zellinhalt nimmt fast keine Färbung mehr an und läßt keine regelmäßige Struktur mehr erkennen. Deutlich bleiben jedoch bis zuletzt die Kerne des Epithels. Die regelmäßige Anordnung der färbbaren Körner unter der Kernoberfläche in ihnen ist freilich verschwunden, Man findet regellos verstreut größere und kleinere, schwach gefärbte Granula (Figg. 32, 34 u. 35). Der Nucleolus wird bei weitem nicht auf jeden Schnitt getroffen, weil der ganze Kern eine große Flächenausdehnung erreicht hat (Fig. 34). Wo er aber sichtbar ist, findet man meist mehrere, annähernd gleichgroße Teilstücke von ihm, die sich in der Mittelebene des Kernes in sehr regelmäßigen Abständen anordnen (Fig. 34 u. 35). Fig. 35 zeigt einen Kern, der 3 Nucleolenteilstücke aufweist. Es scheint demnach noch ein weiterer Zerfall der Nucleolen einzutreten. In anderen Fällen findet man auch einen größeren einzelnen Kernkörper, der stark abgeblaßt ist. Einen solchen veranschaulicht Fig. 34. Alle diese Erscheinungen rufen den Eindruck hervor, daß sich der Kern in seiner Funktion bei der Chorionabscheidung durch das Epithel in weitem Maße erschöpft hat. Den Endpunkt in der Entwicklung stellt Fig. 32 dar, wo das Epithel sich von dem fertig ausgebildeten Ei als dünne Hülle gelöst hat, in der in gewissen Abständen die flachen Kerne der Zellen erkennbar sind.

Über die Bedeutung des Eikammerepithels gehen nach den Untersuchungen an anderen Insecten die Ansichten der Forscher teilweise auseinander. Daß das Epithel die Chorionhülle um das Ei abzuscheiden hat, darin stimmen alle Beobachtungen überein. Außerdem nahm man aber an, daß das Epithel jüngerer Eier, bei denen noch keine Chorionabscheidung begonnen hat, an der Nährstoffversorgung des Eies teilnahme und gewissermaßen die Nährzellen in ihrer Tätigkeit unterstütze. Daher nannte man das Epithel Follikelepithel. Eine solche Funktion des Epithels mag anzunehmen sein bei Insectenovarien, in denen die Nährzellen fehlen; wo aber durch die Ausbildung von Nährzellen eine Art Arbeitsteilung zwischen diesen und den Epithelzellen geschaffen worden ist, ist die Annahme einer nutritiven Tätigkeit des Eiepithels nicht unbedingt erforderlich. KÖHLER betont daher auch im Gegensatz zu früheren Forschern, daß bei den Hemipteren Dotterbildungsmaterial dem Ei nur durch die Nährstränge zugeführt wird. Für die von mir untersuchten Cocciden muß ich diese Ansicht auf das ent-

schiedenste unterstützen. Niemals beobachtete ich Vorgänge wie teilweises Schwinden der Epithelgrenzen nach dem Eiplasma zu oder Abscheidung von Körnern und Tröpfchen, wie es PREUSSE für das Epithel von Hemipteren und LUBBOCK bei den Cocciden selbst haben feststellen wollen. Das Epithel dient bei den untersuchten Cocciden lediglich der Chorionabscheidung, und ich habe aus diesem Grunde absichtlich in vorliegender Arbeit die sonst gebräuchliche Bezeichnung Follikelepithel vermieden.

Das Chorion der Cocciden ist sehr dünn und färbt sich auf Schnitten mit Eosin intensiv rot (Fig. 34 u. 35). Oberflächlich ist es ganz glatt. Ebenso vermochte ich selbst bei stärkster Vergrößerung in ihm keine feineren Lücken oder Ventilationseinrichtungen noch verschiedene Schichten festzustellen, wie sie für andere Insecteneier beschrieben werden. Ferner konnte ich trotz eifrigen Suchens keine vom Eiplasma abgeschiedene Dotterhaut nachweisen. In den Schnitten fand ich öfter Eier, an denen sich das Chorion von der Eioberfläche gelöst hatte. In solchen Fällen hätte eine Dotterhaut, wenn sie vorhanden, sichtbar werden müssen, jedoch lag das Eiplasma unter dem Chorion stets ohne weitere umhüllende Membran. Eine Dotterhaut scheint demnach den Cocciden zu fehlen.

Vorkommen von intracellularen Symbionten in den Eiern der Cocciden.

Sowohl bei *Pseudococcus* wie bei *Lecanium* findet man in den Eiern teilweise die Zellen symbiontischer Sproßpilze. Diese Erscheinung ist schon für die verschiedensten Insectenordnungen beschrieben worden. In einer jüngst erschienenen Arbeit hat BUCHNER (1) für die Hemipteren alle bisherigen Kenntnisse darüber zusammengefaßt und durch eigene umfangreiche Untersuchungen ergänzt. Die Mycetocyten vererben sich weiter in den von ihnen bewohnten Tieren, indem sie in die Eier derselben eindringen, solange diese noch im Ovarium heranwachsen. BUCHNER unterscheidet obligatorische und fakultative Mycetocyten, je nachdem für die Pilze ein besonderes Gewebe von vornherein zum Aufenthaltsort ausgebildet wird oder nicht. Den letzteren Fall führt er als Regel bei den Cocciden an, und meine Untersuchungen bringen hierfür eine weitere Bestätigung. Die Infektion der Eier bildete in den von mir beobachteten Fällen nicht die Regel. Es fanden sich in einem Ovarium nur einige wenige Fälle von Infizierung der Eier.

Sowohl *Lecanium* wie *Pseudococcus* sind jedes durch eine besondere, nur ihnen zukommende Sproßpilzart ausgezeichnet. Am meisten in die Augen fallend trat die Infizierung bei *Pseudococcus* hervor, weil die Sproßpilzzellen hier besonders groß sind. Man findet bei dieser Art die Symbionten zunächst in dem Epithelzellenkragen liegen, der Ei- und Nährkammer trennt (Fig. 36). Ich kann demnach die Angaben BUCHNER's bestätigen, nach denen die Infizierung der Eier an dieser Stelle der Eianlage erfolgt. Die Pilze liegen hier in einer Höhlung, die rund um sie einen Hof frei läßt der sie von den Epithelzellen trennt. Letztere sind durch die Einwanderung der großen Pilzzellen stark zur Seite gedrängt und an ihren Verbindungsstellen teilweise stark in die Länge gedehnt worden. Etwa 20 Sproßpilzzellen umgeben in dieser Weise als Ring in dem Epithel liegend den Nährstrang (Fig. 36). Über die Art der Einwanderung konnte ich nichts ermitteln, weil mir die betreffenden Stadien fehlten. Nach BUCHNER buchten sich die Epithelzellen vor den Pilzen ein und umschließen sie dann.

Die bei *Pseudococcus* vorkommende Mycetocytenart ist sehr groß und auffallend. Die einzelnen Zellen färben sich mit Eisenhämatoxylin und Eosin etwa violett. Im Inneren zeigen sie ein dunkles Gerüstwerk, das die Zelle in dichtem Gewirr durchzieht. Ein Kern war niemals sichtbar. Sehr häufig findet man 3 Zellen in einem Sproßverbände, wie Fig. 37 darstellt. Wenn ich BUCHNER's Zusammenstellung der bekannten Hemipterensymbionten durchsehe, dann ließe sich die vorliegende Pilzform am ehesten neben *Schizosaccharomyces aphalarae calthae* ŠULC stellen, eine Art, die ŠULC in einer Psyllide fand. Bei Cocciden wurden solche Formen bisher nicht beobachtet.

Wenn das Epithel der Eikammer sich gegen die Nährkammer schließt, gelangen die Symbionten in das Eioplasma. Fig. 38 zeigt uns eine Ansammlung der Mycetocyten im Ei. Gegen das Eioplasma zeigen sie sich abgegrenzt durch eine mit Eosin sich färbende Schicht, die sie wie eine Hülle zusammenhält. Nach außen besitzt sie eine scharfe, zackige Grenze, die scheinbar durch im Plasma der Eizelle liegende Vacuolen bestimmt ist. Über die Herkunft dieser Umhüllung ließ sich nichts Näheres feststellen. Sehr beachtenswert ist ferner eine regelmäßige Begleiterscheinung bei der Infektion durch diese Pilzform, deren Bedeutung noch rätselhaft ist. In Fig. 38 sehen wir in nächster Umgebung der Mycetocytengruppe im Ei eine Anhäufung zahlloser kleiner Kügelchen. Diese sind in

den Schnitten gelblich gefärbt und stark lichtbrechend. Ihre Farbe ist offenbar unabhängig von Konservierung und Färbung. Kerne waren in ihnen nicht sichtbar. Sie finden sich nur in der näheren Umgebung der Symbionten. Auffallend ist ferner, daß diese Körperchen sich auch schon am Nährpol des Eies im Plasma ansammeln, wenn die Mycetocyten noch in dem Epithelkragen um den Nährstrang herum liegen (Fig. 36). An einen Transport der Gebilde durch den Nährstrang ins Ei ist nicht zu denken, denn im Nährstrang findet man sie niemals, ebensowenig in den Nährzellen. Jedoch im Eiplasma treten sie sofort auf, wenn eine Infektion durch die beschriebene Sproßpilzform stattgefunden hat. Sproßpilzfreie Eianlagen zeigen die runden Körper nie. Wegen ihres regelmäßigen Zusammenvorkommens mit der beschriebenen Pilzform könnte man bei ihnen vielleicht an eine Art Fermentabsonderung der Pilze denken, die in dem Eiplasma die betreffenden Gebilde verursacht.

Ein ganz anderes Aussehen zeigt die in *Lecanium* vorkommende Sproßpilzform, wie sie ähnlich schon bei anderen Cocciden nachgewiesen wurde. Äußerlich ist sie etwa tränen- oder zitronenförmig gestaltet (Fig. 39). Sie färbt sich stets mit Eisenhämatoxylin sehr dunkel und läßt bisweilen im Inneren einen kleinen dunklen Körper erkennen (Fig. 40). In ihrem Plasma bemerkt man meist hellere Vacuolen, die mit dunkleren Partien abwechseln (Fig. 39). Die Knospung erfolgt in der Weise, daß das eine Ende in einen Stiel auswächst und sich tropfenförmig verdickt (Fig. 39). Unter den von BUCHNER aufgeführten Formen ähnelt ihr äußerlich am meisten *Kermincola kermesina* ŠULC, die in der Coccide *Physokermes abietis* lebt.

Die in *Lecanium* vorkommende Form findet man außerhalb der Eianlagen zahlreich unter den oben beschriebenen Fettzellen, die in nächster Nähe der Nährkammern liegen. Hier findet auch eine rege Vermehrung der Mycetocyten durch Sprossung statt. Sie wandern dann, wenn die Eianlagen weiter heranwachsen, in der bei Cocciden typischen Weise in das Epithel zwischen Nähr- und Eikammer ein (Fig. 40). Zum Unterschied von den Symbionten bei *Pseudococcus* liegen sie hier jedoch nicht in einem Ring um den Nährstrang, sondern vereinzelt, jede in einer rundlichen Höhlung des Epithels. Die bei *Pseudococcus* als Begleiterscheinung der Infektion beschriebenen Körneranhäufungen findet man hier nicht.

Über die Bedeutung dieser Symbionten für die Insecten läßt sich noch nichts Sicheres aussagen. Wegen Fehlens der MALPIGHI-schen Gefäße bei einigen Hemipteren möchte ŠULC ihnen weiteren

Abbau der Urate zuschreiben. PIERANTONI sucht ihre Wirkung in einer enzymatischen Zerlegung des aufgenommenen Zuckers.

Zusammenfassung.

Das Keimlager der Cocciden bildet 2 hohle, einschichtige, außen von einer strukturlosen Membran umhüllte Stränge, die zugleich die Funktion des Eileiters übernehmen und der unpaaren Vagina aufsitzen. Aus dem Epithel dieser Röhren wandern einzelne Zellen durch die Tunica an die Oberfläche und bringen hier jede für sich durch Teilungsvorgänge die vollkommene Eianlage, bestehend aus Eizelle, Nähr- und Epithelzellen, hervor. Was die Herkunft der Ei- und Nährzellen anbetrifft, so sind sie nach der wohl allgemein angenommenen Ansicht als abortive Keimzellen aufzufassen. Fraglich ist nur, ob der Zeitpunkt der Differenzierung von Nähr- und Eizellen durch Zellteilung nachgewiesen werden kann (Differentialmitose, GIARDINA, GÜNTHERT usw.) oder ob sich ein Keimlager von anscheinend gleichartigen Zellen erst später in Ei- und Nährzellen differenziert, wie es nach den meisten älteren Untersuchungen der Insectenovarien der Fall sein würde.

Über die Herkunft der Follikelzellen endlich stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Nach der einen sind sie gleichfalls den Eizellen gleichwertig, also abortive Keimzellen, nach der anderen dagegen von vornherein als somatische Elemente scharf vom Keimlager zu unterscheiden (Orthopteren, HEYMONS). Nach den vorliegenden Untersuchungen ist diese Unterscheidung bei den Cocciden nicht möglich. Vielmehr stammen hier alle drei Zellelemente einer Eianlage von einer einzigen aus dem Keimepithelverband tretenden Urkeimzelle.

Während der darauffolgenden Eientwicklung zeigt der Kerninhalt der Nährzellen sehr charakteristische Veränderungen. Am meisten in die Augen fällt das Verhalten der Nucleolarsubstanz, das bei jeder der beiden näher untersuchten Arten besondere Eigentümlichkeiten aufweist, die jedoch alle den Sinn einer Oberflächenvergrößerung zu haben scheinen. Wanderungen fester Substanzen aus den Nährzellkernen durch das Plasma in die Eizelle lassen sich nicht nachweisen.

Die Veränderungen im Inneren der Eizelle, sowohl im Plasma wie im Kern, lassen sich dahin übereinstimmend zusammenfassen, daß auf eine zunächst deutlicher hervortretende Granulierung eine vollkommene Homogenisierung des Plasmas erfolgt. Dabei tritt im

Keimbläschen regelmäßig eine Kontraktion des Kerninhalts auf, die mit beginnender Homogenisierung schwindet. Besonders beachtenswert ist die erste Entstehung der Dottervacuolen im Ei von *Pseudococcus*. Es treten im Eiplasma in regelmäßiger Anordnung um den Kern dunkel gefärbte Körper auf, die zerfallen und sich zu Vacuolen lösen. Durch diesen Vorgang wird die ganze Vacuolisierung des Eihalts eingeleitet.

In dem Epithel der fertig ausgebildeten Eianlage lassen sich keine Zellteilungen nachweisen; ebenso fehlen Amitosen. Es kommt jedoch meist zu einer Durchschnürung des Nucleolus in mehrere Teilstücke. Das Nährkammerepithel verliert schon früh seine zellige Struktur und dient dann lediglich als umhüllende Membran. Das Eiepithel dient nur der Chorionabscheidung. — Eine vom Eiplasma abgeschiedene Dotterhaut scheint den Cocciden zu fehlen.

Literaturverzeichnis.

1. BUCHNER, P., Studien an intrazellularen Symbionten, in: Arch. Protistenkunde, Vol. 26, 1912.
2. —, Die trophochromatischen Karyomeriten des Insekteneies und die Chromidienlehre, in: Biol. Ctrbl., Vol. 33, 1913.
3. CLAUS, C. Beobachtungen über die Bildung des Insekteneies, in: Z. wiss. Zool., Vol. 14, 1864.
4. CLAYPOLE, A. M., The embryology and oogenesis of *Anura maritima*, in: Journ. Morphol., Vol. 14, 1898.
5. DEMANDT, C., Der Geschlechtsapparat von *Dytiscus marginalis*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 103, 1912.
6. GIARDINA, A., Origine dell' oocyte e delle cellule nutrici nel *Dytiscus*, in: Internat. Monatsschr. Anat. Phys., Vol. 18, 1901.
7. GOLDSCHMIDT, R., Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., 1904—1905.
8. GROSS, J., Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums, *ibid.*, Vol. 18, Anat.
9. —, Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage, in: Z. wiss. Zool., Vol. 69, 1901.
10. GUENTHER, R., Über den Nucleolus im reifenden Echinodermei, in: Zool. Jahrb., Vol. 19, Anat., 1903—1904.
11. GÜNTHER, TH., Die Eibildung der Dytisciden, *ibid.*, Vol. 30, 1910.
12. GURWITSCH, A., Morphologie und Biologie der Zelle, Jena 1904.
13. HAECKER, V., Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. 1. Über die biologische Bedeutung des Keimbläschenstadiums und über die Bildung der Vierergruppen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 41, 1893.
14. HEYMONS, R., Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllodromia germanica* L., in: Z. wiss. Zool., Vol. 53, 1892.
15. KÖHLER, A., Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, *ibid.*, Vol. 87, 1907.

16. KORSCHOLT, E., Zur Frage nach dem Ursprung der verschiedenen Zellenelemente des Insektenovariums, in: Zool. Anz., Jg. 8, 1885.
17. —, Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums, in: Z. wiss. Zool., Vol. 43, 1886.
18. —, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns, in: Zool. Jahrb., Vol. 4, Anat., 1891.
19. KORSCHOLT und HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil, Jena 1902.
20. LEUCKART, R., Zur Kenntnis des Generationswechsels und der Parthenogenese bei den Insekten, in: MOLESCHOTT's Untersuch. zur Naturlehre des Menschen und der Thiere, Vol. 4, 1858.
21. LEYDIG, F., Zur Anatomie von *Coccus hesperidum*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 5, 1854.
22. —, Der Eierstock und die Samentasche der Insekten, in: Nova Acta Acad. Leopold. Carol., Vol. 33, 1867.
23. —, Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies in unbefruchtetem Zustande, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Anat., 1888.
24. LINDINGER, L., Die Schildläuse (Coccidae), 1912.
25. LUBBOCK, J., On the ova and pseudova of Insects, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 149, 1859.
26. LUBOSCH, W., Über die Eireifung der Metazoen, insbesondere über die Rolle der Nukleolarsubstanz und die Erscheinungen der Dotterbildung, in: Ergebn. Anat. Entw., Vol. 11, 1901.
27. LUDWIG, H., Über Eibildung im Tierreiche, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Vol. 1, 1874.
28. PAULCKE, W., Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat., 1900—1901.
29. PREUSSE, F., Über die amitotische Kernteilung in den Ovarien der Hemipteren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 59, 1895.
30. RHUMBLER, L., Gutachten zur Buchenwollausgefahr, in: Ministerialbl. der königl. preuß. Verwaltg. f. Landw., Dom. u. Forsten, Jg. 10, Februar 1914.
31. SCHNEIDER, A., Die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insekten, in: Zool. Beitr., Vol. 1, 1885.
32. SOMMER, A., Über *Macrotoma plumbea*. Beiträge zur Anatomie der Poduriden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 41, 1885.
33. WIELOWIEYSKI, H. v., Zur Morphologie des Insektenovariums, in: Zool. Anz., Jg. 9, 1886.
34. —, Das Keimbläschenstadium, *ibid.*, Jg. 8, 1885.
35. —, Weitere Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Insektenovariums, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 16, 1906.
36. WILL, L., Bildungsgeschichte und morphologischer Wert der Eier von *Nepa cinerea* L. und *Notonecta glauca* L., in: Z. wiss. Zool., Vol. 41, 1885.

37. WITLACZIL, E., Zur Morphologie und Anatomie der Cocciden, *ibid.*, Vol. 43, 1886.
38. WOLTERECK, R., Zur Bildung und Entwicklung der Ostrakodeneier, *ibid.*, Vol. 64, 1898.
39. BRAUNS, F., Entstehung der Nährzelle und ihre Bedeutung für das wachsende Ei bei *Forficula auricularia* L. Aus dem zool. Inst. d. Univ. Rostock, 1912.
40. BRÜEL, Zelle und Zellteilung, in: Handwörterbuch Naturw.
41. HEIDENHAIN, Plasma und Zelle, Jena 1907.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 4.

Fig. 1. *Lecanium*. Längsschnitt durch das Keimepithel. Fix.: FLEMMING. 1160 : 1. *t* die das Keimepithel außen umhüllende Tunica.

Fig. 2. *Lecanium*. Flächenschnitt des Keimepithels. Fix.: FLEMMING. 1725 : 1.

Fig. 3. *Pseudococcus*. Längsschnitt durch das Keimepithel. Fix.: FLEMMING. 2550 : 1. *t* Tunica. *kz* ausgewanderte Keimzellen.

Fig. 4. *Lecanium*. Aus der Teilung einer Zelle hervorgegangener Zellenhaufen. Fix.: Sublimatalkohol + Eisessig. 2100 : 1. *ep* zukünftige Epithelzellen.

Fig. 5. *Lecanium*. Nahezu fertig geordnete Eianlage. Fix.: Sublimatalkohol + Eisessig. 2100 : 1. *ep* Epithelzellen. *t* Tunica. *ke* Keimepithel.

Fig. 6. *Lecanium*. Junge Eianlage mit noch nicht sichtbarer Kernabgrenzung. Fix.: FLEMMING. 2550 : 1.

Fig. 7. *Pseudococcus*. Querschnitt durch den Eistiel. Fix.: FLEMMING. 1160 : 1. *t* Tunica.

Fig. 8. *Cryptococcus*. Schematischer Längsschnitt durch eine ältere Eianlage. Fix.: Sublimatalkohol + Eisessig (daher Schrumpfung). *ex* Eizelle. *ep* Epithel. *nz* Nährzellen. *nke* Nährkammerepithel (metamorphosiert).

Fig. 9. *Pseudococcus*. Junge Eianlage. Fix.: FLEMMING. 1725 : 1. *nz* Nährzelle. *ex* Eizelle. *ke* Keimepithel.

Fig. 10. *Lecanium*. Querschnitt durch eine jüngere Nährkammer. Fix.: FLEMMING. 2100 : 1. *nzk* Nährzellkern. *ep* Epithel.

Fig. 11. *Lecanium*. Schnitt durch eine jüngere Eianlage. Fix.:

Sublimatalkohol + Eisessig. 2100:1. *kb* Keimbläschen. *ep* Epithel. *bl* Bläschen (wahrscheinlich durch Fixierung hervorgerufen). *nzk* Nährzellkern.

Fig. 12. *Lecanium*. Längsschnitt durch die Nährkammer. Fix.: Sublimatalkohol + Eisessig. 2100:1. *ep* Eikammerepithel. *nzk* Nährzellenkern. *nstr* Nährstrang.

Fig. 13. *Lecanium*. Nährzellkern mit gewundener Nucleolarsubstanz. Fix.: FLEMMING. 2100:1.

Fig. 14. *Pseudococcus*. Längsschnitt durch eine Eianlage. Fix.: FLEMMING. 1725:1. *nzk* Nährzellkern. *ep* Eikammerepithel. *kbl* Keimbläschen. *nkep* Nährkammerepithel (metamorphosiert).

Fig. 15. *Pseudococcus*. Nährkammer. 650:1. *nzk* Nährzellkern. *nke* metamorphosiertes Nährkammerepithel.

Fig. 16. *Lecanium*. Fettzellen in der Umgebung der Nährkammern. Fix.: FLEMMING. 2100:1.

Fig. 17. *Pseudococcus*. Nährstrangverbindung zwischen Eizelle und Nährkammer. Fix.: Sublimatalkohol + Eisessig (Nährzellgrenzen wegen Schrumpfung nicht sichtbar). 600:1. *nzk* Nährzellkern. *ep* Eikammerepithel. *ez* Eizelle. *nstr* Nährstrang.

Fig. 18. *Lecanium*. Keimbläschen. Fix.: Sublimatalkohol + Eisessig. 2100:1.

Fig. 19. *Lecanium*. Keimbläschen. Fix.: Sublimatalkohol + Eisessig. 2100:1.

Tafel 5.

Fig. 20. *Pseudococcus*. Keimbläschen beim Beginn der Dottervacuolenbildung. Fix.: FLEMMING. 1160:1.

Fig. 21 u. 22. *Pseudococcus*. Bildung der Dottervacuolen um das Keimbläschen. Fix.: FLEMMING. 1725:1.

Fig. 23. *Pseudococcus*. Keimbläschen mit stark kontrahiertem Kerngerüst. Fix.: FLEMMING. 1725:1.

Fig. 24. *Pseudococcus*. Keimbläschen in weit vorgeschrittenem Stadium. Fix.: FLEMMING. 2100:1.

Fig. 25. *Lecanium*. Keimbläschen mit stark kontrahiertem Kerngerüst. Fix.: Sublimatalkohol + Eisessig. 2100:1.

Fig. 26. *Lecanium*. Keimbläschen und gerade sich bildende Dottervacuolen (*dv*). Fix.: FLEMMING. 2100:1.

Fig. 27. *Lecanium*. Schnitt durch eine Eizelle. Fix.: Sublimatalkohol + Eisessig. 2100:1. *kbl* Keimbläschen. *ep* Eikammerepithel. *dv* Dottervacuolen.

Fig. 28. *Lecanium*. Eizelle. Fix.: FLEMMING. 1160:1. *dv* Dottervacuolen. *ep* Epithel. *ch* Chorion.

Fig. 29. *Lecanium*. Im Ei sich umwandelnde Fettsubstanzen. Fix.: FLEMMING. 1160:1.

Fig. 30 u. 31. *Lecanium*. Keimbläschen in weit vorgeschrittenem Stadium. Fix.: FLEMMING. 2550:1.

Fig. 32. *Pseudococcus*. Eiepithel in ganz spätem Stadium (losgelöst vom Ei). Fix.: FLEMMING. 1725:1.

Fig. 33. *Pseudococcus*. Flächenschnitt des Eikammerepithels. Fix.: FLEMMING. 1725:1.

Fig. 34. *Pseudococcus*. Schnitt durch ein weit entwickeltes Eikammerepithel. Fix.: FLEMMING. 1725:1. *ep* Epithel. *ch* Chorion. *dv* Dottervacuolen des Eies.

Fig. 35. *Pseudococcus*. Dasselbe wie in voriger Figur. Fix.: FLEMMING. 1725:1. *ep* Epithel. *ch* Chorion. *dv* Dottervacuolen.

Fig. 37. Sproßverband von Sproßpilzen. Aus Ei von *Pseudococcus*. Fix.: FLEMMING. 830:1.

Fig. 38. *Pseudococcus*. Symbiontische Sproßpilze im Ei. Fix.: FLEMMING. 830:1. *ep* Epithel. *ch* Chorion. *sy* Symbionten.

Fig. 39. *Lecanium*. Symbionten. Fix.: FLEMMING. 1725:1.

Tafel 6.

Fig. 36. *Pseudococcus*. Eingewanderte Sproßpilze im Epithel. Fix.: FLEMMING. 830:1. *nz*k Nährzellkern. *sy* symbiontische Pilze. *ep* Epithel. *ez* Eizelle.

Fig. 40. *Lecanium*. Symbionten im Epithel der Eikammer. Fix.: FLEMMING. 1160:1. *nz*k Nährzellkerne. *ep* Epithel. *sy* Symbionten. *ez* Eizelle.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

On the genetic Relation of Neurofibrillae to Chromatin.¹⁾

By

Gaylord Swindle.

With Plate 7—8.

A problem quite famous for its difficulty is that of establishing with absolute certainty the more delicate changes involved in the building of the neurofibrillae. In case of the connective-tissue the lapse of approximately three quarters of a century has proved insufficient for the development of a properly objective affirmation or denial of the constancy of a direct participation of the "socalled cells" in the formation of the collagenous and elastic fibers. The proposition of genesis with reference to the neurofibrillae is decidedly simpler however, since the possibility of an extracellular origin of intracellular structures is here at its best an absurdity.

The important problem by which we are confronted is accordingly that of explaining the intracellular origin of the neurofibrillae. But while the restriction of the process in question to that of a cellular phenomenon seems to favor the general cause of simplicity, it is nevertheless to be taken into consideration that the remaining unknown quantity resolves itself into the relatively broad questions

1) The present article was delivered for publication in July 1914 but delayed on account of the war.

of exactly how, when and where, above all of course how, in this given mass of protoplasm, the building of the fibrillae takes place.

While the neurofibrillae present specific chemical and morphological differences to the cytoplasm in which they are imbedded, a noteworthy similarity, on the other hand, to nuclear material is often sufficiently conspicuous to have occasioned at times the tendency to assume a more or less remote genetic relation to chromatin. The purpose of the present contribution is that of strengthening the plausibility of such an assumption.

Let us next interpret the illustrations in the accompanying plate. The Fig. 2 is a nucleus, possibly yet not at all necessarily of a ganglion cell, from the central grey matter of the spinal cord of an adult fire salamander, *Salamandra maculosa*. The feature of immediate interest is the short, branched pseudopodial outgrowth which consists internally for the most part of parallel fibrillae of chromatin (chromofibrillae should we choose to designate them thus.) The thickness of the nucleus, however, together with its marked obliquity in position, and in addition the abundance of neuroglia and nerve fibers above and below it in the section of 80 μ , exclude the possibility of adequately demonstrating the fibrillae photographically. The rear portion of the nucleus consists primarily of plastic, massive chromatin. It is first in the middle region that a gradual mergence from homogeneity into heterogeneity begins. The fibrillae assume their form as such so gradually that a definite line of demarkation is scarcely distinguishable. As they are funneled into the protruding bud the contour of the individual fibrillae becomes increasingly even and parallelism more marked. Lateral buds, structurally identical with the primary stalk, disfigure the contour of the latter. Chromofibrillae from all parts are focused into these secondary outgrowths. They are fed in part by branches arising from the main fibrillae.

One is confronted by many questions in consideration of the figure just mentioned. First of all, what is the fate of such morphological differentiation? What is the maximum length and maximum independence to be attained by chromofibrillae thus formed? In preparations of the proper sort it is a matter of relative simplicity to establish as a fact that many such may attain a length exceeding that of the original nucleus by many thousand times. It is to be regarded as a matter of course that the accompanying figures are interpreted primarily in the light of an enormous number of others.

In the most instructive cases it is to be regretted that a position of a given structure of the desired sort properly adapted to decent photography is generally a relatively rare accident.

That the nucleus in Fig. 2 is in the act of protruding at least three bundles of parallel, more or less independent chromofibrillae is the only logical conclusion in view of the observations on analogous cases. But whether such chromofibrillae, in this particular instance, are destined to become neuroglia fibers or neurofibrillae we may consider for the sake of argument as a matter of opinion. Neuroglia forms the subject matter of a contribution to be published in the near future.

In consideration of Fig. 3, from the grey matter close by the previous nucleus, a pronounced expression of the same purposive differentiation, so to speak, of the chromatin into chromofibrillae is the feature of immediate attraction. It is however quite unnecessary to conclude that it concerns itself here with the development of neuroglia fibers for this happens to be the nucleus of a unipolar ganglion cell. As evidence, or better proof of such the neurofibrillae and NISSL substance in the cytoplasm suffice. To interpret this figure in the reflected light of numerous others, it seems plausible that the chromofibrillae which are merging in the form of a bundle from the nucleus of the ganglion cell constitute the forerunner of a nerve fiber which would render the unipolar ganglion cell bipolar. Evidently upon the completion of such — upon final emancipation from the chromofibrillae, now neurofibrillae — the nucleus has a tendency to resume the general form corresponding to that of Fig. 1.

Fig. 4 is a PURKINJE cell from the cerebellum of the same *Salamandra maculosa*. Were not the stain especially rich in contrast there would be perhaps nothing extraordinarily noteworthy to be observed in addition to the much discussed so-called polarity of the nucleus. But this same nucleus is guilty of something. There is still a number of very distinct chromofibrillae hanging to it. They have not as yet been fully emancipated from the nucleus, which seems to be just in the act of retiring to "private life". But for the sake of merely casual observation it is a PURKINJE cell with a conspicuously thick neurite which contains in the normal manner its neurofibrillae.

Fig. 5 may be interpreted as a "before and after" group. The

drawing, Fig. 11, on the opposite side makes clear such features as the photograph has failed to reveal, because obliquity fails of course to enter into consideration in drawing while the portion out of focus is recorded in the photograph as a blurr at best. The bipolar ganglion cell is marked, in addition to the stiff neurofibrillae and a limited amount of NISSL substance, by the possession of a nucleus strikingly similar to Fig. 1. A comparison of the tiny chromatin granules with the neurofibrillae outside justifies in no sense whatever the conclusion that the latter may have once upon a time been in the same state of existence as the former. Such would be momentarily a conclusion with both major and minor premises lacking. The upper nucleus in the figure may however be interpreted differently. Here we may begin to see how the chromatin granules, through direct elongation in a given direction, may, in the general form of an irregular, continuous bundle, apparently inclosed or not inclosed by a nuclear membrane — an insignificant matter of course — be “squirted” forth from the nucleus to assume a state of existence from one standpoint as independent from the mother nucleus as a newborn *S. maculosa* from its parent. We cannot, as in numerous cases, prove that it concerns itself in this particular instance with a ganglion cell, for it possesses as yet no nerve fibers. But its location, size, orientation, relation to neuroglia etc. are sufficiently strongly indicative of such as to place the assumption within the bounds of logical consideration. Of course proof of a sufficiently positive nature is at hand in only such cases as are already marked by the presence of one or more nerve fibers. But to be emphasized is a point of fundamental significance in explaining the origin of fibrillae outside the nucleus, in the cytoplasm, identical to a variable extent with nuclear material, but chemically and morphologically different to the cytoplasm in which they are imbedded. The fate of many similar nuclear products will be considered later under special topics.

To resume the reference to concrete examples, Fig. 6, from the outer grey matter of the spinal cord of *S. maculosa*, is an early stage in the differentiation of chromofibrillae. In consideration of the real beauty of this particular nucleus under proper conditions of illumination and magnification it is to be regretted that its thickness, together with its marked obliquity in position, exclude the possibility of showing in the photograph more than a limited amount of the

fibrillation. In the drawing however, on the other side of the plate, the individual chromatin particles and chromofibrillae have been sketched from the camera lucida, therefore it is possible to vouch for their accuracy.

Fig. 7 is a chromofibrillar bundle originating from a nucleus in the grey matter of the spinal cord and extending far into the white, where its further course down the spinal cord is to be followed in the adjacent sections. This serves as an illustration of the length to be attained by such fibrillae as well as the exact mutual relation. The portion of the nucleus at the left consists primarily of parallel fibrillae, with only a localized portion of granular chromatin, which appears to be in the act of constricting off into a nucleus. This structure however the photograph fails absolutely to distinguish because of the fact that this particular region is far out of focus. In the distal portion the chromofibrillae are no longer bounded by a nuclear membrane. In particular areas they are quite widely separated from one another — a condition of relative independence, yet at the same time retaining the general form of a bundle. Further on, however, in the adjacent sections, they are seen to soon resume the form of a relatively compact bundle.

The PURKINJE cell in Fig. 8, from the cerebellum of *S. maculosa*, is selected merely to represent a stage of differentiation in advance of Fig. 4. The last traces of visible connection between the neurofibrillae and nucleus have disappeared. The sole remnant of guilt betrayed by the nucleus is the maintenance of a distinct polarity — an enormous “chunk” of plastic chromatin still protruding in the direction of the finished structures.

The large nucleus in Fig. 9 is of a multipolar ganglion cell from the central grey matter of the spinal cord. It is to be contrasted with Fig. 1. It is a quite logical explanation of the striking difference in chromatin content to consider that the neurites of the former exceed in number those of the latter by at least eight. It is a proposition quite similar to that of pouring rocks out of a sack, if such an absurd comparison were permissible. The rocks decrease in number in the course of time just as the chromatin has decreased in quantity.

Summary.

The reasons for assuming a direct participation of the nuclei in the building of the neurofibrillae are of quite definite nature. The outgrowth of nuclear buds which consist internally of parallel fibrillae of chromatin (chromofibrillae, or any term that implies structure and origin) which later emancipate themselves from the nucleus, leaving the latter to continue to persist as such, constitutes a mechanism, a particular one only, through which fibrillae chemically and morphologically different to the cytoplasm in which they may come to lie, but corresponding in these respects more or less closely to chromatin material, may originate quite directly from the nucleus. Such a bundle of chromofibrillae, with its thicker or thinner covering of cytoplasm, as may merge in the above manner from the nucleus of a nerve cell, and constitute the forerunner of a new fiber, which corresponds throughout to a normal neurite, may be considered to be neurofibrillae.

Explanation of the Plates.

Merely for the sake of simplicity in demonstrating the accuracy of the above described observations all figures have been selected from a single preparation of longitudinal sections of the central nervous system of an adult salamander, *Salamandra maculosa*. This preparation is at the disposal of anyone interested, but owing to its being preserved in cedaroil without coverglass — in order to make possible the application of a $\frac{1}{18}$ imm. obj. on sections of $80\ \mu$ — transportation is very risky.

The staining and impregnating methods used are considerable in number. A maximum color contrast applicable to the most delicate structures is to be found in one of my own methods, the details of which will be published as soon as further modifications guarantee satisfactory results with a minimum expenditure of time and energy.

The photographs were made with the aid of homog. imm. $\frac{1}{18}$, oc. 1 and 8; drawings-camera lucida, homog. imm. $\frac{1}{18}$, with oc. 1, 8, 4, 12, 18 etc. for details.

Plate 7.

Fig. 1. Spinal cord. Cent. grey matter. "Resting" nucleus of a tripolar gangl. cell. 2800:1.

Fig. 2. Nucleus from grey matter sp. cord. Early stage of fibrillar differentiation and nuclear budding. 2500:1.

Fig. 3. Chromofibrillar outgrowth from the nucleus of a unipolar ganglion cell from the inner grey mat. sp. cord. Fibrillar structure very poorly shown in photograph. 2400:1.

Fig. 4. PURKINJE cell from cerebellum during last emancipation of chromofibrillae in the neurite. 2400:1.

Fig. 5 and drawing Fig. 11. From grey matter of spinal cord. Above; outgrowth of chromofibrillar bundle. The bud continues its course in the adjacent section. Fig. 5 1800:1; Fig. 11 3650:1.

Fig. 6 and corresponding drawing, Fig. 10. Outer grey matter sp. cd. Early stage of chromofibrillar development. Fig. 6 2020 : 1; Fig. 10 3840 : 1.

Fig. 7. Chromofibrillar bundle originating in the grey matter of the spinal cd. and extending far into the white, where it is to be followed a considerable distance through the adjacent sections. 800 : 1.

Fig. 8. PURKINJE cell from cerebellum. Complete emancipation of chromofibrillae. To be compared with Fig. 4. 2180 : 1.

Fig. 9. Nucleus of "aged" highly multipolar gangl. cell from grey matter of sp. cd. Chromatin content to be compared with that of Fig. 1. 2600 : 1.

Plate 8.

Fig. 10. For explanation see Fig. 6.

Fig. 11. See explanation of Fig. 5.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Vergleichende Morphologie des 2. und 3. Abdominalsegments bei männlichen Libellen.

Von

Erich Schmidt in Bonn.

(Aus dem Zoologischen und vergleichend anatomischen Institut der
Universität Bonn.)

Mit Tafel 9–11 und 25 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	88
Material und Technik	90
Allgemeiner Teil	95
1. Morphologie eines typischen Libellen-Abdominalsegments . .	95
2. Beschreibung des 2. und 3. Segments der Männchen von <i>Sympetrum sanguineum</i> , <i>Aeschna cyanea</i> und <i>Calopteryx virgo</i>	100
3. Historisches	110
4. Muskulatur.	111
Spezieller Teil	119
1. Zweites Abdominaltergit	120
a) Öhrchen	120
b) Genitalloben	123
c) Besondere Bildungen	124
2. Zweites Abdominalsternit	125
a) Lamina anterior	125
b) Hamuli anteriores	130
c) Lamina batilliformis	135
d) Vordere mediane Einsenkung	138
e) Fenestra	139

	Seite
f) Der mediane Anhang des Vorderrahmens	141
g) Hamuli posteriores	153
3. Der Anhang des 3. Abdominalsternits	156
1. Samenkapsel bei Zygopteren	156
2. Anisopteren-Penis	158
<i>Epiophlebia superstes</i> SELYS	167
Über die Fortpflanzungsweise der Libellen	172
Zusammenfassung der morphologischen und systematischen Ergebnisse; Schlußwort	182

Einleitung.

Im Gegensatz zu allen übrigen Insecten befindet sich bei den Libellen der männliche Begattungsapparat am 2. und 3. Abdominalsegment, entfernt von der am 9. Segment des Hinterleibes gelegenen Ausmündung der Vasa deferentia. Auf dieses merkwürdige Verhalten wurde die Aufmerksamkeit der Forscher erst gelenkt durch die Beobachtungen, welche RÉAUMUR, ROESEL und SWAMMERDAM über die Copulation der Libellen gemacht hatten. Die 3 genannten Autoren stellten nämlich fest, daß bei den Libellen das Männchen mit seinen Analanhängen das Weibchen in der Gegend des Prothorax ergreift, worauf dieses seine Geschlechtsöffnung — die hier am Ende des Abdomens an der Ventralseite liegt — mit der Basis des männlichen Abdomens in Berührung bringt. Diese Beobachtung legte die Vermutung nahe, daß die Geschlechtsorgane bei den männlichen Libellen am Abdominalgrunde ihre Ausmündung hätten und nicht, wie bei den übrigen Insecten, am Ende des Abdomens.

Durch jene Beobachtung und insbesondere ihre interessante Folgerung wurde RATHKE (1832) veranlaßt, eine genauere anatomische Untersuchung der Geschlechtsorgane bei den Libellen vorzunehmen. Diese führte zu dem Ergebnis, daß die Ausführungsgänge der Hoden am Abdominalende münden und daß die Gebilde an der Basis des männlichen Abdomens mit den Hoden in keinem direkten Zusammenhang stehen. Die Anhänge der Abdominalbasis, genauer des 2. und 3. Abdominalsegments, der Männchen wurden als Reizorgane, der von SWAMMERDAM, RÉAUMUR und ROESEL in der Natur beobachtete Vorgang als eine Art Vorspiel zur Copulation gedeutet; diese selbst, so vermutete RATHKE, finde wahrscheinlich in der Weise statt, daß die Weibchen ihre Geschlechtsöffnung an den am 9. Segment befindlichen Genitalporus der Männchen anlegten, so daß dann das Sperma von hier direkt übertragen würde.

Die Ansicht über die Art der Copulation, die bisher nichts anderes als eine Vermutung war, erhielt erst durch die Beobachtungen v. SIEBOLD's in der freien Natur eine reale Grundlage. v. SIEBOLD stellte (1838) fest, daß Penis und Samenreservoir, d. s. die wichtigsten der an der Abdominalbasis der Männchen befindlichen Organe, dieselben Spermatozoen enthalten, die sich auch in den Hoden des betreffenden Tieres vorfinden. Ferner ergänzte v. SIEBOLD (1840) die bisherigen Beobachtungen am lebenden Tier, indem er an *Aeschna grandis* feststellte, „daß die Männchen durch Umbeugung ihres Schwanzendes gegen die an der Basis ihres Bauches verborgene Samenblase diese mit Samen erfüllen . . .“ Somit war die Frage nach der Bedeutung der Organe am 2. und 3. Segment dahin entschieden, daß diese zur Copulation, d. h. zur Übertragung des Spermas auf die Sexualorgane des Weibchens dienen. —

Die späteren Untersuchungen geben sich besonders mit einigen Einzelfragen ab. Vor allem suchte man die Art der Befestigung der Analanhänge des Männchens in der Prothoraxgegend des Weibchens genauer festzustellen. Durch Beobachtungen an Zygopteren war man zu der Ansicht gekommen, daß die oberen und unteren Analanhänge des Männchens den Prothorax des Weibchens umklammern. Bei den Anisopteren bemerkte dagegen WILLIAMSON (1899) zuerst, daß die Befestigung der männlichen Analanhänge am Kopfe des Weibchens erfolge; nur bei Petalurinen¹⁾ und Aeschninen²⁾ konnte nachgewiesen werden, daß auch Teile des weiblichen Prothorax von den oberen Analanhängen gefaßt werden.

Über die Art der Befestigung der weiblichen Genitalanhänge an den betreffenden Teilen des männlichen Begattungsapparats ist meines Wissens nur eine Beobachtung an *Aeschna constricta* von E. M. WALKER (1912) veröffentlicht, über die ganz unten Genaueres gesagt wird. Diese Verhältnisse sind wahrscheinlich deswegen weniger studiert, weil die Begattungsorgane der Männchen nicht genügend bekannt sind. Es existieren zwar einige Arbeiten hierüber; diese sind, außer zwei wichtigen, von BACKHOFF (1910, p. 649f.) besprochen. Um hier Wiederholungen zu vermeiden, sei auf das Referat BACKHOFF's verwiesen. BACKHOFF's Arbeit behandelt die „Entwicklung des Copulationsapparates von *Agrion*“, außerdem enthält sie eine Beschreibung des ausgebildeten Copulationsapparats

1) TILLYARD, 1909.

2) WALKER, 1912, p. 40.

der Imago, welche die räumlichen Verhältnisse der Teile bei *Agrion* vortrefflich auseinandersetzt, leider ohne genügende Berücksichtigung der Verdickungen des Chitins. Dies geschieht nun besonders z. B. in den von BACKHOFF nicht genannten Arbeiten, über die hier kurz berichtet sei.

MARTHA FREEMAN GODDARD untersuchte (1896) den männlichen Begattungsapparat einiger Libellulinen. Die Arbeit beschränkt sich auf die Chitintteile und gibt eine Reihe brauchbarer Abbildungen derselben, insbesondere auch des Libellulinen-Penis, von dem hier zuerst eine ordentliche Untersuchung bekannt wurde. 1908 erschien eine Arbeit von OLIVER S. THOMPSON, in der die Entwicklung der Anhänge am 2. Segment von *Libellula pulchella* dargestellt ist und seine Chitintteile, besonders die „hamules“ und „sheath of the penis“, an einer Reihe von Arten vergleichend-anatomisch behandelt sind. Ein genaueres Eingehen auf alle diese Arbeiten kann natürlich erst weiter unten erfolgen.

Außer diesen Arbeiten, die speziell das Studium des 2. und 3. Segments sich zur Aufgabe machten, finden sich noch eine Menge anderer in der systematischen Literatur, wo Teile jener Segmente zur Unterscheidung der Arten herangezogen werden. Solche Angaben beziehen sich nur auf die Anisopteren.

Die vorliegende Arbeit hat fast dasselbe Ziel wie die THOMPSON'sche: eine vergleichende Anatomie des 2. und 3. Segments der Männchen. THOMPSON's Arbeit soll hier in allen Details weiter ausgeführt werden. Dies wurde dem Verfasser dadurch ermöglicht, daß ihm ein umfangreiches Material zur Verfügung stand.

Material und Technik.

Das Material zu dieser Arbeit hat verschiedene Herkunft. Die deutschen Arten habe ich größtenteils selbst gesammelt, besonders in der Umgebung von Bonn. Von ausländischen Libellen stellten in liebenswürdiger Weise die Herren Dr. F. RIS-Rheinau (Schweiz) und Dr. O. LE ROI-Bonn eine Menge zum Teil wertvoller Arten mir zur Verfügung, wofür ihnen auch an dieser Stelle mein herzlicher Dank ausgesprochen sei. Eine große Zahl, hauptsächlich exotischer Libellen bezog ich von STAUDINGER & BANG-HAAS-Dresden; die Determination derselben hatten FOERSTER (Bredden), KRÜGER (Stettin) und MARTIN (Paris) besorgt. Für tatkräftige Hilfe bei der Beschaffung juveniler Stücke zum Studium des feineren Baues bin ich meinem Vater zu großem Dank verpflichtet.

Die systematische Anordnung des Materials geschah nach den synoptischen Arbeiten von DE SELYS, ferner nach den neuen monographischen Bearbeitungen der Libellulinen von RIS, der Cordulinen und Aeschninen von MARTIN. Außerdem wurde benutzt: E. M. WALKER, *The North American Dragonflies of the genus Aeshna* (1912).

Um die Übersicht zu erleichtern, ist im Folgenden das untersuchte Material in systematischer Reihenfolge aufgeführt:

Ord. *Odonata*

1. Unterordn. *Zygoptera*

1. Fam. *Calopterygidae*

Legion *Calopteryx*

Calopteryx splendens HARRIS

— *virgo* L.

— *atrata* SELYS

Umma longistigma SELYS

Sapho ciliata FABR.

— *orichalcea gloriosa* SELYS

— *bicolor* SELYS

Mnais strigata SELYS

Phaon iridipennis BURM.

Neurobasis chinensis L.

Vestalis amoena SELYS

Lais pruinosa SELYS

Hetaerina sanguinea SELYS

— *rosea* SELYS

— *macropus* SELYS

Legion *Euphaea*

Baiadara indica SELYS

Euphaea formosa SELYS

— *lara* KRÜG.

Legion *Libellago*

Libellago sp. (Nyang-Fluß b. Edea
Kamerun)

Rhinocypha quadrimaculata SELYS

— *tincta* RAMB.

Legion *Amphipteryx*

Dipblebia lestoides SELYS

Legion *Thore*

Thore procera SELYS

— *boliviana* McLACHL.

Cora terminalis McLACHL.

— *semiopaca* SELYS

2. Fam. *Agrionidae*

Legion *Pseudostigma*

Megaloprepus caeruleatus DRURY

Microstigma lunatum SELYS

Mecistogaster modestus SELYS

— *ornatus* RAMB.

Legion *Podagrion*

Philogenia sp. (Rio Songo, Bolivia)

Megapodagrion nebulosum SELYS

Heteragrion erythrogastrium SELYS

Chlorolestes longicauda BURM.

— *fasciata* BURM.

Podopteryx roseonotata SELYS

Argiolestes ieteromelas SELYS

Walnesia (*Argiolestes*) *kirbyi* FÖRST.

Rhipidolestes aculeata RIS

Synlestes weyersi SELYS

Legion *Platycnemis*

Idiocnemis sp. (Neuguinea)

Platycnemis pennipes PALLAS

Caticnemis eximia SELYS

Legion *Protoneura*

Palaemnema sp. (Turialba, Costarica)

Disparoneura mutata SELYS

— *sp.* (Shembaganur, Madura, S.-Indien)

Caconeura sp. (Fak Fak, Neuguinea)

Nosostieta solida HAGEN

Selysioncra cervicornu FÖRST.

Legion Agrion

Argia sp. (Peru)

Ischnura pumilio CHARP.

— *graellsii* RAMB.

— *elegans* VANDERL.

Oxyagrion miniopsis SELYS

Acanthagrion gracile RAMB.

Enallagma cyathigerum CHARP.

— *civile* HAGEN

— *exsulans* HAGEN

Nehalennia speciosa CHARP.

Agrion pulchellum VANDERL.

— *puella* L.

— *hastulatum* CHARP.

— *lunulatum* CHARP.

— *mercuriale* CHARP.

— *lindeni* SELYS

Erythromma najas HANSEMANN

— *viridulum* CHARP.

Pyrrhosoma tenellum DE VILLERS

— *nympheula* SULZER (*minium* HARRIS)

Pseudagrion praetextatum SELYS

Ceriagrion coromandelianum FABR.

Metaleptobasis sp. (Surinam)

Agriocnemis femina BRAUER

Legion Lestes¹⁾

Lestes fuscus VANDERL.

— *cirens* CHARP.

— *barbarus* FABR.

— *viridis* VANDERL.

— *dryas* KIRBY (*nympha* SELYS)

— *sponsa* HANSEMANN

2. Unterordn. *Anisoptera*

1. Fam. *Aeschnidae*

1. Subfam. *Aeschninae* (nach E. M. WALKER)

Petalia-Gruppe

Phyllopetalia apicalis SELYS

Boyeria-Gruppe

Jagoria modigliani SELYS (*amata* FÖRST.)

Brachytron-Gruppe

Telephlebia godeffroyi SELYS

Brachytron hafniense MÜLLER (*pratense* MÜLL.)

Aeschna-Gruppe

Aeschna grandis L.

— *junceae* L.

— *mixta* LATR.

— *cyanea* MÜLLER

— *isosecles* MÜLLER (*rufescens* VANDERL.)

Amphibiaeschna ampla RAMB.

Gynacantha-Gruppe

Gynacantha moesaryi FÖRST.

Anax-Gruppe

Anax imperator LEACH (*formosus* VANDERL.)

2. Subfam. *Petalurinae*

Tachopteryx thoreyi HAGEN

Phenes raptor RAMB.

1) Die Vertreter der Legion Lestes werden neuerdings mit *Chlorolestes*, *Synlestes* und anderen Genera der Legion Podagrion als eigene Subfamilie *Lestinae* zusammengefaßt und den übrigen Agrioniden gegenübergestellt.

3. Subfam. *Cordulegasterinae**Cordulegaster annulatus* LATR.— *bidentatus* SELYS*Anotogaster sieboldi* SELYS4. Subfam. *Gomphinae**Onychogomphus forcipatus* L.*Ophiogomphus serpentinus* CHARP.*Gomphus vulgatissimus* L.— *pulchellus* SELYS*Austrogomphus ochraceus* SELYS*Epigomphus llama* CALVERT*Ictinus* sp. (Kalawara, Palu, N.-Celebes)5. Subfam. *Chlorogomphinae**Chlorogomphus magnificus* SELYS2. Fam. *Libellulidae*1. Subfam. *Cordulinae**Cordulia*-GruppeI. *Cordulephya pygmaea* SELYSII. *Hemicordulia australiae* RAMB.*Somatochlora metallica* VANDERL.— *arctica* ZETTERSTEDT— *flavomaculata* VANDERL.*Cordulia aenea* L.*Epithea bimaculata* CHARP.III. *Oxygastra curtisi* DALE*Gomphomacromia paradoxa* BRAUER*Macromia*-Gruppe*Aeschnosoma forcipula* SELYS*Didymops transversa* SAY*Synthemis guttata* SELYS— *virgula* SELYS2. Subfam. *Libellulinae*

Gruppe I (Ris)

Allorhizucha klengi KARSCH

Gruppe II

Orchithemis pulcherrima BRAUER*Nesoxenia mysis mysis* SELYS*Agrionoptera insignis allogenes*

TILLYARD

Orthetrum cancellatum L.— *brunneum* FONSCOL.— *cocrulescens* FABR.*Libellula quadrimaculata* L.— *fulva* MÜLLER— *depressa* L.— *lydia* DRURY*Orthemis ferruginea* FABR.*Cannaphila vibex* HAGEN

Gruppe III

Diastatops pullata BURM.*Zenithoptera viola* RIS*Palpopleura lucia* DRURY

Gruppe IV

Nannophya pygmaea RAMB.*Brachydiplax sobrina* RAMB.*Raphismia bispina* HAGEN

Gruppe V

Uraeis imbuta BURM.

Gruppe VI

Diplacodes trivialis RAMB.*Erythrodiplax comata abjecta* RAMB.*Crocothemis erythraea* BRULLÉ*Neurothemis stigmatizans bramini*

GUÉRIN.

Sympetrum vulgatum L.— *striolatum* CHARP.— *flaveolum* L.— *pedemontanum* ALLIONI

Sympetrum depressiusculum SELYS
 — *sanguineum* MÜLLER
 — *danae* SULZER (*scoticum* DONOV.)
 — *croticum* SELYS

Gruppe VII

Leucorrhinia albifrons BRAUER
 — *dubia* VANDERL.

Leucorrhinia rubicunda L.
 — *pectoralis* CHARP.

Gruppe IX

Macrothemis inequinguis CALVERT

Gruppe X

Tholymis tillarga FABR.
Pantala flavescens FABR.

In diesem Verzeichnis ist das von mir in Brüssel untersuchte Material der Sammlung SELYS nicht berücksichtigt, weil das zu einer genauen Untersuchung notwendige Kalilauge-Macerationsverfahren nicht angewandt werden konnte. Dieses besteht darin, daß die betreffenden Stücke in ca. 20% Kalilauge kurze Zeit gekocht werden; dadurch wird alles außer dem Chitinskelet aufgelöst. Vor der Maceration wurden die Abdominalsegmente 1—3 oder 4 vom übrigen Körper abgetrennt und jene allein der Einwirkung der Lauge ausgesetzt. Die Lauge wurde nach dem Kochen durch Überführung der Objekte in Wasser ausgewaschen. Aufgehoben wurden die Präparate in kleinen Glastuben unter 70% Alkohol.

Vor der Untersuchung wurden 2 Längsschnitte durch die Tergite etwa so geführt, daß die Öhrchen (wo solche vorhanden) an den den Sterniten anhängenden Teilen der Tergite verblieben. So waren die sternalen Teile bei durchfallendem Lichte besser zu sehen.

Während sich für die Kalilaugebehandlung zum Studium der Chitinteile — außer vielleicht für Herstellung von Tracheen-Totalpräparaten, die hier nicht benutzt wurden — adultes Material besser eignete als juveniles, habe ich letzteres zur Untersuchung histologischer und besonders anatomischer Verhältnisse bei der Anfertigung von Schnittserien aus Furcht vor der schlechten Schneidbarkeit harten Chitins dem ersteren vorgezogen. Frisch gehäutete Imagines und vor der letzten Häutung stehende Larven wurden auf Exkursionen in VAN LEEUWEN'S Gemisch¹⁾ oder sonst auch in Sublimat-Alkohol-Eisessig²⁾ fixiert und gelangten durch Alkohol und Alkohol-

1) cf. W. VAN LEEUWEN, Über das Fixieren von Insektenlarven, besonders während der Metamorphose, in: Zool. Anz., Vol. 32, p. 316 bis 320, 1907.

2) 2 Teile konz. wässrige Sublimatlösung, 1 Teil 96 % Alkohol, einige Tropfen Eisessig.

Äther in Celloidin von immer stärkerer Konzentration. Nachdem die Objekte längere Zeit darin zugebracht hatten, wurde das Celloidin an der Luft durch Verdunsten des Äthers und dann durch Chloroform gehärtet; darauf wurde um die Objekte herum das Celloidin in Blöcken herausgeschnitten und diese in Paraffin eingebettet. Die Schnitte wurden meist auf einem JUNG'schen Schlittenmikrotom hergestellt; ihre Dicke betrug in der Regel $10\ \mu$. Gefärbt wurden die Schnitte mit DELAFIELD's Hämatoxylin oder P. MAYER's Hämalaun und nachher mit Eosin; der Einschluß erfolgte wie üblich in Canada-balsam.

Die Figuren von den Macerationspräparaten wurden unter einem Mikroskop mit Benutzung eines ABBÉ'schen Zeichenapparats (LEITZ-Wetzlar) entworfen und nachträglich unter einem Binokularmikroskop von ZEISS weiter ausgeführt.

Ganz zuletzt wurde noch eine praktische Methode zur Untersuchung und Fixierung frischer Glandes von Libellulinen gefunden, welche nur für *Sympetrum*-Arten bisher angewandt wurde und im speziellen Teil an der betreffenden Stelle angegeben ist.

Allgemeiner Teil.

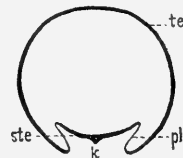
1. Morphologie eines typischen Libellen-Abdominal-segments.

Eine Untersuchung der Anhänge und Besonderheiten des 2. und 3. Abdominalsegments setzt die Kenntnis des Baues eines typischen Segments voraus. In der Literatur wurden hierüber keine ausreichenden Angaben gefunden; deswegen sei hier zunächst ein typisches Segment beschrieben.

Textfig. A.

Schematischer Querschnitt durch ein typisches Libellen-abdominalsegment.

te Tergit. ste Sternit. pl Pleurfalte. k Längskiel.

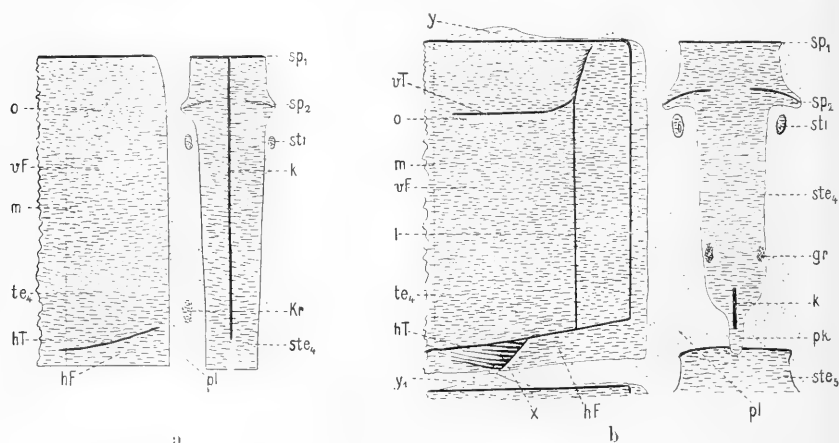


Ein solches Segment läßt 2 stärker chitinisierte Stücke (Sclerite) erkennen, das dorsal gelegene Tergit (Rückenplatte) und das ventrale Sternit (Bauchplatte). Zwischen diesen Scleriten liegt beiderseits eine weiche, biegsame Chitinmembran, die ich als Pleurfalte (= Bauchfalte HAGEN, 1880 = Bindehaut HANDLIRSCH, 1914,

Handbuch d. Entomol.) bezeichne. Das Tergit (Textfig. A *te*) ist ein ungefähr rechteckiges Chitinstück, das mehr als halbrohrförmig um die Körperachse gekrümmt erscheint und die inneren Organe des zugehörigen Segments von oben und seitlich bedeckt. Das Sternit (*ste*) ist ziemlich flach und bedeutend schmaler als das Tergit; es liegt im Innern des tergalen Rohres und deckt den ventral noch frei gebliebenen Teil (Textfig. A) desselben¹⁾.

Tergit und Sternit sind in den beiden Unterordnungen der Odonaten so verschieden gestaltet, daß eine getrennte Besprechung am Platze erscheint.

Das Tergit der Zygopteren (Textfig. B a *te*₁) besitzt 2 Querleisten, eine direkt am Vorderrande, die orale Querleiste, und eine manchmal weniger deutliche nahe am Hinterrande; diese



Textfig. B.

Typische (4.) Abdominalsegmente a eines Zygopters (kombiniert nach Präparaten von *Cora* und *Calopteryx*), b eines Anisopters (*Aeschna*) bei Ansicht von außen, schematisch. Das Segment ist durch die linke Pleurfalte aufgeschnitten, die beiden Sclerite, von denen das Tergit nur zur Hälfte (rechte Hälfte) dargestellt ist, sind ausgebreitet gedacht. Leisten und Kiele sind durch dickere, Färbungsgrenzen durch dünnere, Nähte (*m*) durch punktierte Linien markiert. Das Chitin der Sclerite ist durch Querstriche angelegt, das der Pleurfalte weit punktiert.

*te*₄, *te*₅ 4., 5. Tergit. *ste*₄, *ste*₅ 4., 5. Sternit. *pl* Pleurfalte. *m* mediane Naht des Tergits. *vF*, *hF* vorderes, hinteres Feld. *vT*, *hT* vordere, hintere Teilungslinie. *sp*₁, *sp*₂ 1., 2. Spangen des 4. Sternits. *sti* Stigma. *k* Längskiel. *pk* Proccensus caudalis. Die übrigen Buchstaben sind im Text erklärt.

1) Der folgenden Beschreibung haben vor allem Macerationspräparate des 4. Abdominalsegments von *Calopteryx virgo* ♀, *Cora terminalis* ♂, *Aeschna cyanea* ♀, *Chlorogomphus magnificus* ♂ und *Libellula lydia* ♂ zugrunde gelegen.

letztere bezeichne ich als hintere Teilungslinie (hT). Sie teilt nämlich das Tergit zwar unvollkommen in zwei Felder, ein größeres vorderes Feld (vF) und ein sehr kleines hinteres Feld (hF). Median verläuft eine Naht (m) über das Tergit.

Bei den Anisopteren (Textfig. Bb) ist das Tergit etwas komplizierter gebaut. Zunächst finden sich dieselben Bestandteile wie bei den Zygopteren (s. o.) wieder. Hinzu kommt meist eine Querleiste im vorderen Felde, die vordere Teilungslinie (vT), welche median oft unterbrochen ist und niemals die laterale Begrenzung des Tergits erreicht.

Außerdem treten bei Aeschninen und Libellulinen Längsleisten auf. Eine verbindet die orale Querleiste mit der hinteren Teilungslinie und verläuft dem Lateralrand des Tergits annähernd parallel (cf. Textfig. Bb). Eine 2. (l) beginnt im oralen Teile des Tergits, berührt die vordere Teilungslinie an ihrem lateralen Ende und läuft dann der ersten Längsleiste parallel bis zur hinteren Teilungslinie. Seltener treten noch weitere Quer- oder Längsleisten auf, die hier nicht in Betracht kommen.

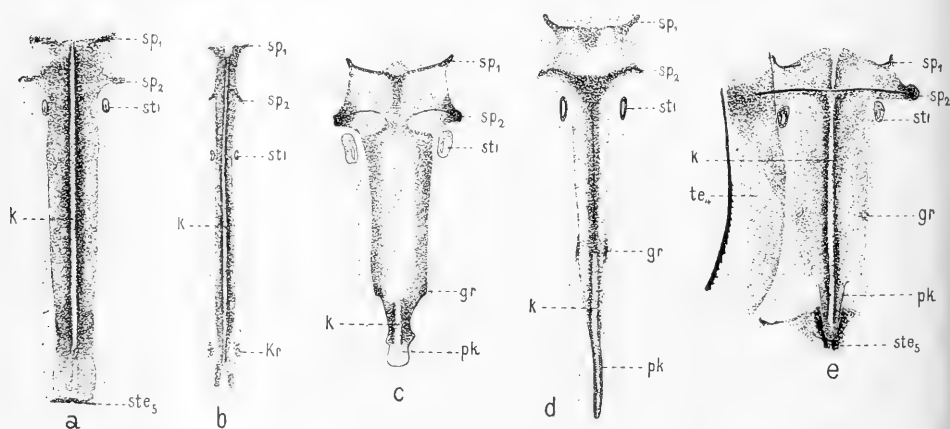
Die vordere Teilungslinie ist allgemein caudal von einem Chitin gesäumt (bei o), welches von dem seiner Umgebung durch besonders glatte Beschaffenheit sich unterscheidet. Eine solche glatte Stelle im vorderen Felde, jedoch mit etwas wechselnder Lage, fand ich öfters bei Calopterygiden (*Cora*, *Calopteryx*, *Euphaea* usw.), bei denen das Tergit sonst mit vielen charakteristisch geformten Chitinzähnen dicht besetzt ist.

Im hinteren Felde des Tergits vieler Anisopteren (wahrscheinlich auch Zygopteren?) stellte ich auf beiden Seiten nicht weit vom Lateralrand je eine stark verdickte Partie von dreieckiger Gestalt fest, welche von der hinteren Teilungslinie aus bis an den caudalen Rand des Tergits sich erstreckt (Textfig. Bb x). Ihr gegenüber, am nachfolgenden Segment, stellt das Tergit eine ebenfalls dreieckige Verdickung entgegen (y_1); beide berühren sich fast mit ihren Spitzen und sind nur durch eine schmale Naht voneinander getrennt. Das Chitin beiderseits von den Verdickungen ist weich (?Intersegmentalhäutchen HEYMONS 1904) und liegt faltig zwischen den beiden Tergiten, deren vorderes ein Stück über das nachfolgende geschoben ist. An diesen Stellen kann eine viel stärkere Verschiebung der Tergite gegeneinander erfolgen als an den verdickten Vorsprüngen. Somit sind die (meisten) Abdominalsegmente der Libellen charnigergelenkartig miteinander verbunden, und da die Achsen dieser

Gelenke parallel sind, erklärt es sich, daß die Libellen ihr Abdomen wohl weit auf und ab, aber viel weniger nach den Seiten bewegen können.

Das Sternit der Zygopteren (Textfig. Ba ste_4 , Ca, b) ist oral durch eine Querleiste begrenzt, welche median meist verflacht ist, so daß zwei seitliche Leisten entstehen. Diese beiden Leisten (sp_1) reichen lateral etwas weiter in die Pleuralfalte hinein als das caudal von ihnen gelegene Chitin des Sternits; ich nenne sie vordere Spangen oder 1. Spangenenpaar. Denn weiter caudalwärts befindet sich ein 2. Paar von Spangen (sp_2), die je noch breiter und länger sind als die ersten. Den Teil des Sternits zwischen den beiden Spangenenpaaren nenne ich Grenzstück.

Caudalwärts verschmälert sich das Sternit der Zygopteren nur wenig. Median verläuft, meist an den vorderen Spangen beginnend



Textfig. C.

4. Abdominalsternite bei Ventralansicht.

a *Calopteryx virgo* L., ♀, 9:1; b *Cora terminalis* McLACHL., ♂, 6:1; c *Aeschna cyanea* MÜLL., ♀, 6:1; d *Chlorogomphus magnificus* SELYS, ♂, 6:1; e *Libellula lydia* DRURY, ♂, 9:1.

gr Grübchen. k Längskiel. Kr Kiemenrudiment. pk Caudalfortsatz. ste_5 5. Sternit. sti Stigma. sp_1 vordere, sp_2 hintere Spangen. te_4 4. Tergit.

und immer nicht ganz bis zum Caudalrand sich erstreckend, ein Längskiel (k) über das Sternit hin. Bei *Cora* (Textfig. Cb) ist hinten und vorn, bei *Calopteryx* (Textfig. Ca) nur hinten die Verlängerung des Kieles mit hellgefärbtem Chitin bedeckt. Ein caudaler Abschluß gegen ein Intersegmentalhäutchen ist nicht erkennbar;

das Chitin wird ohne Grenze caudalwärts immer heller und reicht bis zu den vorderen Spangen des nächsten Sternits (Textfig. Ca *ste*₅).

Bei den Anisopteren ist das Sternit gegenüber dem der Zygopteren besonders durch eine morphologisch wichtige Bildung ausgezeichnet, den *Processus caudalis* (Verfasser) (Textfig. Bb, Cc—e *pk*). Während bei den Zygopteren der mediane Längskiel im Sternit endigt, geht er bei den Anisopteren auf einen Fortsatz über, eben den *Processus caudalis* oder Caudalfortsatz, welcher im hinteren Teil des Sternits inseriert und, mit seinem distalen Ende caudalwärts gerichtet und dem Körper dicht anliegend, ein Stück weit über das nachfolgende Sternit reicht (Textfig. Ce *ste*₅).

Die Bestandteile des Sternits der Zygopteren sind auch bei den Anisopteren meist vorhanden. Das Grenzstück ist breiter als der caudale Teil des Sternits. Bei mehreren Libellulinen fand ich die Querleiste an den hinteren Spangen median nicht unterbrochen (Textfig. Ce); diese Leiste trennt dann das Grenzstück von dem übrigen Teil des Sternits.

Der Längskiel fehlt selten bei den Anisopteren (*Phenes* ♂). Bei den Aeschniden zieht er sich bloß über den proximalen Teil des Caudalfortsatzes (Textfig. Cc); bei *Chlorogomphus* reicht er jedoch etwas weiter oralwärts (!) und ist wenigstens bis zum Grenzstück durch eine dunkle mediane Linie angedeutet (Textfig. Cd). Der Längskiel der Libelluliden ist wie bei den Zygopteren ausgebildet, d. h. er erstreckt sich fast über das ganze Sternit (Textfig. Ce).

Hinsichtlich der Form des Caudalfortsatzes und der hinteren Partie des Sternits kommen Unterschiede vor, die in ihren Extremen (außer *Phenes* ♂) in Textfig. Cc—e dargestellt sind und keiner weiteren Beschreibung bedürfen. Bei *Phenes* ist der *Processus caudalis* ähnlich wie bei *Chlorogomphus* gestaltet, jedoch kürzer und ohne Längskiel.

In der hinteren Hälfte des Sternits befindet sich manchmal, lateral von dem Längskiel, je ein kleines Grübchen (Textfig. Bb *gr*, Cc—e *gr*).

Bei Zygopteren und Anisopteren gleichartig ausgebildet ist die Pleuralfalte. Diese besteht aus farblosem, weichem Chitin und ist durch den Besitz des Stigmas (Textfig. Bc *sti*) charakterisiert. Das Stigma ist eiförmig im Umriß; der die Öffnung umgebende Chitinring ist meist auf einer Seite verbreitert, so daß die Öffnung exzentrisch zu liegen kommt. Die Lage des Stigmas ist caudal vom zweiten Spangenpaar; meist ist es dicht an dasselbe herangerückt,

bei *Euphaea* und *Cora* jedoch liegt ein größerer Raum dazwischen (Textfig. Cb). Bei diesen Genera ist die Pleuralfalte außerdem noch durch den Besitz eines kleinen, unbestimmt geformten, farblosen oder auch dunkel gefärbten Anhanges nahe dem caudalen Ende des Segments ausgezeichnet (Textfig. Ba, Cb, Kr), welchen HAGEN (1880) als Rudiment der larvalen Lateralkieme ansieht.¹⁾

Bei den Larven der Anisopteren treten an Stelle der Pleuralfalten reguläre Pleurite auf (CALVERT, 1893, und Verfasser), welche ventral seitlich vom Sternit liegen und von diesem sowohl wie von dem Tergit durch deutliche Nähte geschieden sind. Die Pleurite sind ähnlich wie Sternit und Tergit gefärbt und durch das in ihnen gelegene Stigma charakterisiert.

Die Zygopterenlarven zeigen nichts Derartiges; die Grenzen von Tergit und Sternit gegen die Pleurallhaut sind undeutlich. In der Pleurallhaut liegen bei *Euphaea* die Lateralkiemen, wie ich an einem von Herrn Dr. F. RIS-Rheinau mir zur Untersuchung gütigst überlassenen Exemplar einer Larve feststellen konnte.¹⁾

2. Beschreibung des 2. und 3. Segments der Männchen von *Sympetrum sanguineum*, *Aeschna cyanea* und *Calopteryx virgo*.

In der nun folgenden Beschreibung der Teile des 2. und 3. Abdominalsegments der Männchen beziehe ich mich auf die Bestandteile des typischen Segments und gebe den Stücken, die mir als zweifellos homolog erscheinen, dieselbe Bezeichnung wie dort. Unter den zahlreichen verschiedenen Formen habe ich eine charakteristische aus jeder Familie zur ersten Orientierung und als Grundlage für die Beschreibung gewählt; nur für die beiden Familien der Zygoptera reichte ein Vertreter völlig aus.

Die einfachsten Bauverhältnisse der betreffenden Segmente weisen unter allen Odonaten die Libellulinen auf. Die Einfachheit rührt daher, daß nur wenige Stücke am Aufbau des Begattungsapparats teilnehmen; ein Teil der bei den übrigen Gruppen vorhandenen Chitinplatten und -anhänge fehlt hier oder ist durch Verschmelzung mit anderen nicht mehr erkennbar.

1. Als Ausgangspunkt für die folgende Betrachtung wähle ich die Libelluline *Sympetrum sanguineum*. Das 2. Tergit enthält hier die typischen Bestandteile eines Anisopterentergits: orale Quer-

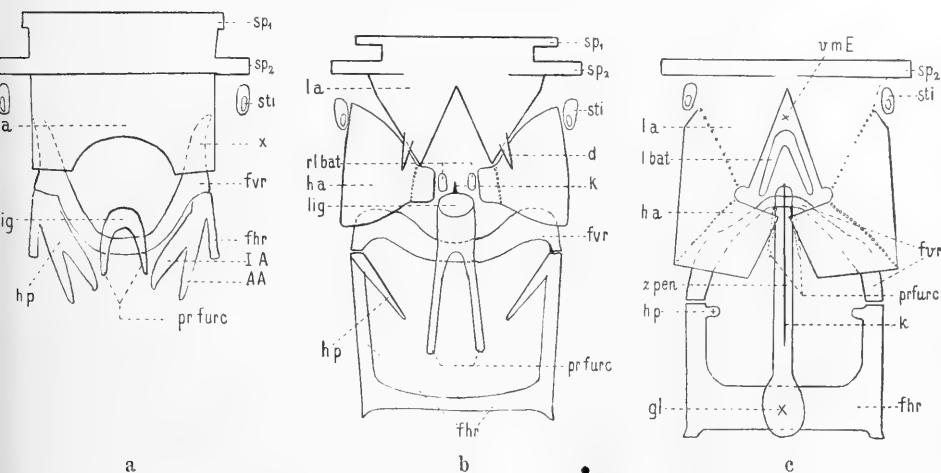
1) cf. CALVERT, 1911 und RIS, 1912.

leiste, vordere und hintere Teilungslinie. Die vordere Teilungslinie ist median undentlich. Längsleisten fehlen. Die Lateralränder des Tergits sind dicht oral von der hinteren Teilungslinie in einen blattartigen Fortsatz ausgezogen, der als Genitallobus (CALVERT, 1893) bezeichnet wird (Textfig. Ec, d *lobgen*, und zum Vergleich Taf. 9 Fig. 7 *lobgen*).

Das 3. Tergit ist normal.

Am 2. Sternit sind folgende Teile zu unterscheiden:

1. die Lamina anterior (CALVERT, 1893),
2. die Fenestra (RATHKE, 1832); in dieser liegen
 - a) der Vorderrahmen (Verfasser), an dem median die Ligula (RATHKE, 1832) inseriert,
 - b) der rudimentäre Hinterrahmen (Verfasser) mit zwei Hamuli (posteriores) (= hameçons postérieurs, HAGEN, 1854).



Textfig. D.

Schematische Darstellung des 2. Sternits bei Ventralansicht. a. einer Libelluline. b. einer Aeschnine. c. eines Zygopters. Nach THOMPSON (verändert).

la Lamina anterior. *sp₁*, *sp₂* vordere und hintere Spangen. *ha* Hamuli anteriores. *lbat* Lamina batilliformis. *rlbat* rudimentäre Lamina batilliformis. *fvr* Vorderrahmen. *fhr* Hinterrahmen. *lig* Ligula. *zpen* Zygopterenpenis. *prfurc* Processus furculiformis. *hp* Hamuli posteriores. *sti* Stigma.

Die übrigen Buchstaben sind im Text erklärt.

Die Anordnung dieser Teile geht aus den Textfig. Da und Ec, d hervor. Den oralen Teil des Sternits bildet die Lamina anterior (*la*). Diese ist durch eine Querleiste in das Grenzstück mit den beiden Spangenpaaren (s. o.) und die eigentliche La-

mina geteilt. Das Grenzstück besteht aus festem, dunkel gefärbtem Chitin und ist wie an anderen Segmenten beschaffen. Die eigentliche Lamina stellt eine breite, annähernd rechteckige Platte dar, welche lateral dem Körper zu eingekrümmt und am caudalen Rand schwach aber breit eingebuchtet ist.

Der caudal von der Lamina anterior gelegene Teil des Sternits, die Fenestra, ist tief dorsalwärts eingesenkt. Sie besteht größtenteils aus farblosem weichem Chitin, in welchem als verdickte und dunkler gefärbte Partien der Vorder- und Hinterrahmen der Fenestra liegen. Der Vorderrahmen (Textfig. D u. E *fr*) stellt eine breite U-förmig gebogene Spange dar; die Öffnung des „U“ ist oralwärts gerichtet. Die lateralen Enden des Vorderrahmens entsenden nach vorn je einen langen Fortsatz (*x*), der dorsal von der Lamina anterior liegt. Am caudalen Rande der Lamina ist von der Einbuchtung aus das weiche Chitin oral-dorsalwärts umgeknickt und reicht seitlich bis zum oralen Ende des Fortsatzes *x* nach vorn; nach dem Vorderrahmen zu biegt es wieder dorsalwärts um. Die Fenestra bildet so eine Höhle, welche vorn von der Lamina anterior etwas dachartig überdeckt ist.

Median inseriert am Vorderrahmen die Ligula (RATHKE, 1832) eine zungen- oder löffelförmige Ausstülpung der Fenestrawandung. Das distale Ende der Ligula ist oralwärts gerichtet und liegt der Wandung der Fenestra dicht an. Der distale und die seitlichen Ränder der Ligula sind stärker chitinisiert als die inneren Teile und setzen sich in caudaler Richtung noch etwas in das helle Chitin der Fenestra fort. Diese Fortsätze halte ich für homolog dem von RATHKE bei *Agrion (Calopteryx) virgo* beschriebenen Processus furculiformis (Textfig. Da *prfure*).

Caudal von den lateralen Enden des Vorderrahmens setzt, gelenkig mit ihnen verbunden, der Hinterrahmen an, von dem bei *Sympetrum* und den Libellulinen allgemein, nur 2 kleine gebogene Chitingrätchen vorhanden sind (*thr*). Diese liegen lateral und caudal von den mächtig entwickelten Hamuli und sind mit deren Basis fest verwachsen. Die Hamuli sind einfache von Chitin überzogene Ausstülpungen der Epidermis. Distal sind sie verzweigt; die beiden Äste werden als Innen- und Außenast unterschieden.

Die bisher betrachteten Teile spielen bei der Übertragung des Spermas gar keine oder nur eine untergeordnete Rolle; das eigentliche Begattungsorgan, der Penis, inseriert auf dem Grenzstück des 3. Sternits zwischen den beiden Spangenaaren; er reicht so

weit nach vorn, daß man meinen könnte, er gehöre zum 2. Sternit. Der Penis besteht aus 3 Gliedern, dem proximalen 1. Gliede oder der Penisschale (RIS, 1912a = *gaïne* HAGEN, 1850), einem 2. und einem 3. Glied; an letzterem sitzt distal die Glans. Die Penisschale ist ein eiförmiger Körper, der auf seiner Ventralseite mit 3 etwa dreieckigen, festen und dunkler gefärbten Chitinplatten bedeckt ist, welche so angeordnet sind, daß zwischen ihnen ein mehr proximales Querband und ein von dessen Mitte distal verlaufendes Längsband von weichem hellgefärbtem Chitin frei bleiben (cf. GODDARD, 1896, tab. 14, fig. 2 u. 6 *o*, *r*, *w*). An seinem oralen Ende inseriert das 2. Penisglied. Dieses ist zylindrisch gestaltet und nur ganz proximal etwas gebogen (Textfig. Ec *y*; zum Vergleich Taf. 10 Fig. 35, 36). Auf seiner Dorsalseite trägt es einen proximal breiten, kurzen Haken (Taf. 10 Fig. 34 *h*), von dem distal ein Streifen hellen Chitins ausgespart ist. Hier befindet sich außerdem eine mediane, spaltförmige Öffnung, welche in einen Kanal, den Peniskanal, führt. Dieser geht durch das 2. Glied bis in die Penisschale und erweitert sich hier zum Samenreservoir (INGENITZKY, 1893) (cf. Taf. 10 Fig. 35 *s*), welches einen dem Körper zu blind geschlossenen Sack darstellt. Von der spaltförmigen Öffnung des 2. Penisgliedes führt ein weiterer Kanal in das 3. Glied. Dieses ist in der Ruhe caudalventral umgeklappt und liegt ventral vom 2. Gliede. An seinem Ende trägt es die Glans, an der der oben genannte Kanal des 3. Gliedes ausmündet.

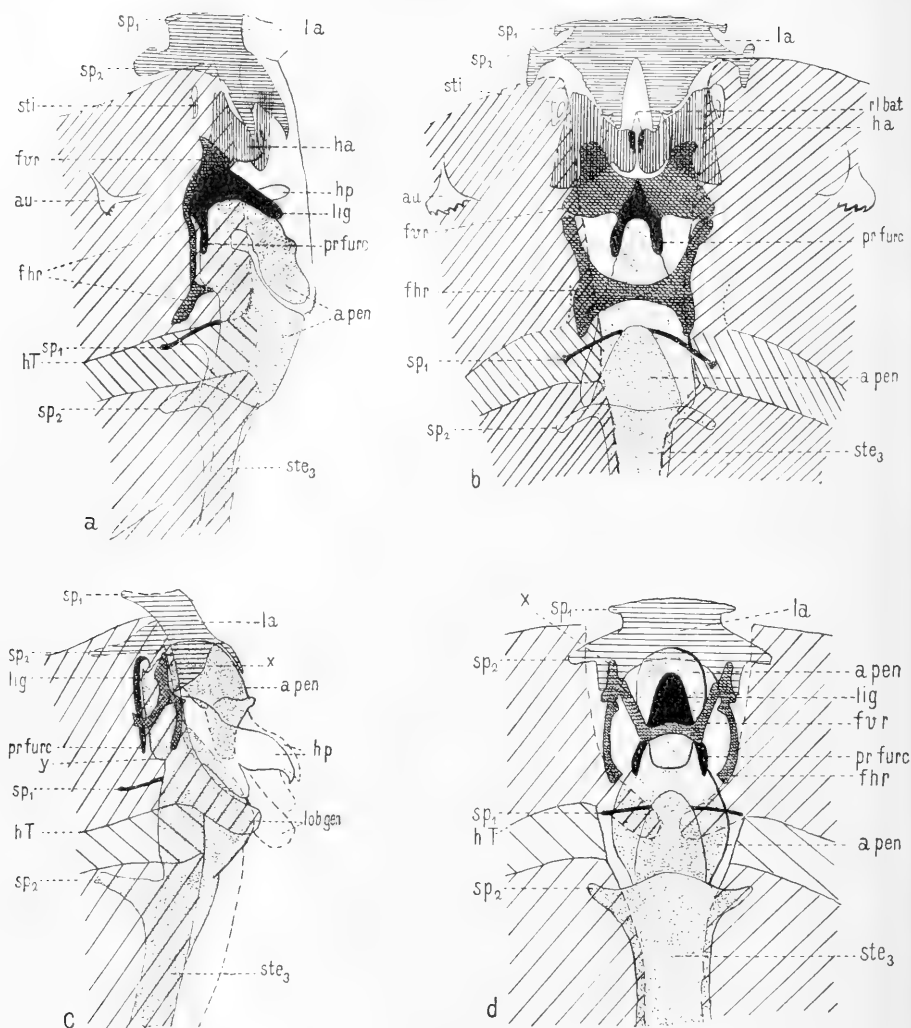
Die Pleuralfalte zeigt an beiden Segmenten nichts Besonderes.

2. Das 2. Tergit von *Aeschna cyanea* ♂, welche Species hier als Repräsentant der Familie Aeschnidae dienen soll, ist durch den Besitz von Öhrchen (= oreillettes DE SELYS, 1840) ausgezeichnet. Die Öhrchen liegen an den lateralen Enden der vorderen Teilungslinie und sind einfache von festem Chitin überzogene Ausstülpungen der Epidermis; an ihrem distalen Ende tragen sie einige Zähnnchen (cf. Textfig. Gb). Längsleisten fehlen; die Querleisten sind in der üblichen Zahl und Anordnung vorhanden. An der Stelle, wo bei *Sympetrum* die Genitalloben stehen, ist das vordere Feld des Tergits von *Aeschna cyanea* mächtig wulstig aufgetrieben; die Wülste sind mit Zähnnchen und auch mit Haaren besetzt, während die blattförmigen Genitalloben nur behaart oder beborstet sind.

Am 2. Sternit (Textfig. Db) sind folgende Teile erkennbar:

1. Lamina anterior;

2. zwei Hamuli anteriores (DE SELYS, HAGEN, 1854);



Textfig. E.

2. und teilweise 3. Segment a und b von *Aeschna isosceles* MÜLLER 9:1; c und d von *Sympetrum sanguineum* MÜLLER 18:1; a und c von der rechten Seite, b und d von innen gesehen (Dorsalansicht). Die Teile der Tergite sind schräg, das hintere Feld in anderer Richtung, die Lamina anterior horizontal, die Hamuli anteriores vertikal, die beiden Rahmen gekreuzt schraffiert; Ligula und vordere Spangen des 3. Sternits sind völlig schwarz gehalten. Das 3. Sternit mit seinem Anhang (Penis) ist punktiert angelegt.

apen (Anisopteren)-Penis. *au* Öhrchen. *fur*, *fhr* Vorder-, Hinterrahmen. *ha* Hamulus anterior. *hp* Hamulus posterior. *hT* hintere Teilungslinie. *la* Lamina anterior. *lig* Ligula. *lobgen* Genitallobus. *prfurc* Processus furculiformis. *rlbat* rudimentäre Lamina batilliformis. *sp_{1,2}* vordere, hintere Spangen. *ste_{3,4}* 3., 4. Sternit. *sti* Stigma. *x* oraler Fortsatz des Vorderrahmens. *y* Umbiegung des 2. Penisgliedes.

3. Lamina batilliformis (rudimentär) (RATHKE bei *Agrion virgo*);
4. Fenestra mit denselben Bestandteilen wie bei *Sympetrum*:
 - a) Vorderrahmen mit median inserierender Ligula;
 - b) Hinterrahmen mit zwei seitlich ansitzenden Hamuli posteriores.

Die unter 2 und 3 genannten Stücke waren bei *Sympetrum* nicht zu erkennen. Die Hamuli von *Sympetrum* sind den Hamuli posteriores von *Aeschna* homolog.

Die orale Begrenzung des 2. Sternits übernimmt wie bei *Sympetrum* die Lamina anterior. Das Grenzstück ist schwächer chitinisiert und relativ kürzer als bei *Sympetrum*; von den beiden Spangenpaaren ist das vordere nicht besonders deutlich. Die eigentliche Lamina ist an ihrem Caudalrand median tief bis zum Grenzstück eingeschnitten; beiderseits von dem Einschnitt trägt sie je einen langen, hohlen und spitzen Dorn (*d*) (spine E. M. WALKER, 1912). Die Seitenränder der Lamina sind ziemlich gerade und caudalwärts einander genähert. Sie begrenzen die Lamina anterior gegen die Hamuli anteriores, von denen je einer seitlich von der Lamina anterior gelegen ist. An einem Hamulus anterior unterscheide ich ein Basalstück von dem eigentlichen Hamulus. Das Basalstück gehört der Wandung des Sternits an. Es liegt mit der Lamina anterior ungefähr in einer Ebene, ist schwach nach außen gewölbt und erinnert in der Gestalt entfernt an ein rechtwinkliges Dreieck, dessen Hypotenuse an die Pleuralfalte und dessen längere Kathete an die Lamina anterior grenzt. An dem Scheitel des rechten Winkels würde der eigentliche Hamulus inserieren, der ein Auswuchs des Basalstückes ist und mit dem anderen zusammen eine Art Zange von etwas kompliziertem Bau bildet, welche bei der Copulation zum Fang der weiblichen Stilette dient (cf. E. M. WALKER, 1912, tab. 12 bis 14). Zwischen den beiden Hamuli anteriores liegen in dem weichen Chitin, das den Einschnitt der Lamina anterior ausfüllt und sich noch weiter caudalwärts bis zum Vorderrahmen hinzieht, 2 kleine Chitinplättchen, die mit Börstchen dicht besetzt sind. E. M. WALKER bezeichnet sie als „spinulose tubercles“ (fig. 2 t); wegen der gleichen Lage mit der Lamina batilliformis der Zygopteren (RATHKE, 1832, bei *Agrion virgo*) bezeichne ich sie als Rudimente der Lamina batilliformis.

Die Fenestra ist auch bei *Aeschna* tief eingesenkt. Der Vorderrahmen ist weniger gekrümmt, jedoch breiter als bei *Sympetrum* und trägt seitlich keine oral gerichteten Fortsätze. Seine lateralen

Enden reichen nur wenig dorsal unter die Basalstücke der Hamuli anteriores. Die Ligula ist größer als bei *Sympetrum*, schaufelförmig, ihr distaler Teil winkelig caudalwärts gebogen (Textfig. Ea lig). Median zieht sich über die orale Wand des proximalen Teiles ein hoher Längskiel, der sich distal in zwei divergierende Leisten spaltet, welche bis zum Ende der Ligula reichen. Die bei *Sympetrum* als *Processus furculiformis* bezeichneten Verdickungen der Fenestra sind hier noch größer. Der Hinterrahmen ist bei *Aeschna* voll entwickelt, d. h. er besteht aus einer zweimal rechtwinklig gekrümmten Spange, deren Enden an die des Vorderrahmens stoßen und nur durch eine schmale Naht von ihnen getrennt sind (Textfig. Db, Eb, fhr und zum Vergleich Taf. 9 Fig. 3—5). Die Hamuli posteriores stellen Auswüchse des Hinterrahmens dar; sie sind unverzweigt, mit ihrem distalen Ende oral-mesalwärts gerichtet und viel kleiner als bei *Sympetrum*.

Während der Penis von *Sympetrum* bis an die Lamina anterior reichte, geht er bei *Aeschna* nach vorn nur bis zu der schaufelförmigen Ligula, welche ihn sogar auf seiner Ventralseite „scheidenartig“ umgibt (Textfig. Ea). Bestandteile und Insertion sind wie beim *Sympetrum*-Penis. Die Penisschale (Taf. 10 Fig. 23), ein mächtiger Höcker, weist distalwärts auf der Ventralseite eine schalenförmige Vertiefung auf, die in der Ruhelage die Glans aufnimmt und dem Gliede den Namen verschafft hat. Proximal läuft über die Ventralseite nur ein heller chitinisierter Querstreif (cf. Taf. 10 Fig. 19—23). Das 2. Penisglied ist wie bei *Sympetrum* beschaffen, nur ist es in der Mitte stark ventralwärts gebogen. Das 3. Glied ist länger; die spaltförmige Öffnung, die in den Peniskanal führt, setzt sich rinnenartig in das 3. Glied fort und endet zwischen den Lappen der Glans (INGENITZKY, 1893).

3. *Calopteryx virgo* als Vertreterin der Unterordnung der Zygopteren zeigt im Bau des Begattungsapparats größere Differenzen von den betreffenden Teilen bei den Anisopteren als diese untereinander. Immerhin hat sie mehr Ähnlichkeit mit *Aeschna* als mit *Sympetrum*, und jenes Genus soll deswegen hernach zum Vergleich herangezogen werden.

Das 2. Tergit von *Calopteryx* ist nur durch eine abweichende Bildung von dem Verhalten typischer Zygopterentergite ausgezeichnet: eine schwache mit Borsten besetzte Längsleiste verläuft ein Stück weit am Lateralrande.

Die Hauptunterschiede liegen im Bau der Sternite. Das 2. Sternit (Textfig. Dc) setzt sich aus folgenden Teilen zusammen:

1. Lamina anterior und paarige Hamuli anteriores, letztere am Basalstück mit der ersteren verschmolzen;
2. Lamina batilliformis [RATHKE bei *Agrion* (= *Calopteryx*) *virgo*];
3. vordere mediane Einsenkung (BACKHOFF, 1910);
4. Fenestra:
 - a) Vorderrahmen mit Penis;
 - b) Hinterrahmen mit den paarigen Hamuli posteriores.

Der Penis inseriert also bei *Calopteryx* und allgemein bei den Zygopteren am 2. Sternit, nicht wie bei den Anisopteren am 3. Aus der gleichen Lage des Zygopterenpenis und der Ligula der Anisopteren folgerte THOMPSON (1908) die Homologie dieser Anhänge. Verfasser schließt sich THOMPSON'S Ansicht an und zeigt weiter unten, daß auch große Ähnlichkeit im Bau beider Stücke besteht.

Die übrigen Teile sind zwar etwas anders geformt, haben aber dieselbe Lage zueinander wie bei den Anisopteren. Das Grenzstück ist nur noch an den hinteren Spangen, welche außen stark dorsalwärts gebogen sind, dunkler gefärbt und kräftig chitiniert; von den vorderen Spangen ist nichts zu sehen als 1 Paar flacher, taschenartiger Einsenkungen, welche ins 1. Segment hineinragen. Die Lamina selbst ist ähnlich wie bei *Aeschna* gestaltet, hell gefärbt. An den Seitenrändern ist sie mit den dunkel gefärbten Basalstücken der Hamuli anteriores verwachsen; durch die Verschiedenheit der Färbung beider Teile ist ihre Grenze angedeutet. Das Basalstück hat ähnliche Form wie bei *Aeschna*, nur ist die orale Ecke abgestumpft und macht dem Stigma Platz, das aus der im vorderen Teile des 2. Segments sehr schmalen Pleuralfalte in das Sternit gerückt erscheint. Die eigentlichen Hamuli anteriores bestehen je aus 2 Platten, einer äußeren und einer inneren Platte (Verf.). Die ziemlich dünnen und flachen, vierkantigen äußeren Platten inserieren mit einer Kante an der „kleinen Kathete“ der Basalstücke. Sie sind im Vergleich zu diesen viel größer als die Hamuli bei *Aeschna* (Textfig. Dc¹⁾) und berühren einander mit den oraldistalen Enden. Jede innere Platte sitzt auf der Dorsal-seite der äußeren Platte und ist kleiner und dicker als diese; distalwärts verschmälert sie sich, ist am Ende abgerundet und mit

1) Um die Figur nicht zu komplizieren, sind die inneren Platten weggelassen worden.

einigen kleinen Börstchen besetzt. Zwischen den beiden Hamuli anteriores liegt die Lamina batilliformis, die hier eine kleine V- oder Y-förmig gekrümmte Spange darstellt. Das weiche Chitin, das oral von der Lamina batilliformis den Einschnitt der Lamina anterior erfüllt, bildet einen oral-dorsalwärts eingesenkten Hohlkegel, welchen BACKHOFF (1910) als vordere mediane Einsenkung bezeichnet. Dieser Hohlkegel liegt dorsal von der Lamina anterior und reicht mit seiner Spitze bis ins 1. Abdominalsegment; in der Form erinnert er sehr an eine Kapuze, deren Öffnung der Einschnitt der Lamina anterior entsprechen würde.

Die Fenestra zerfällt räumlich in eine orale, sehr tief dorsalwärts eingesenkte Penistasche (BACKHOFF, 1910) und eine caudale, flache sternale Mulde (BACKHOFF, 1910) (cf. Taf. 9 Fig. 1 u. 2; Taf. 10 Fig. 17 *x* u. *y*). Am Grunde der Penistasche inseriert, durch hartes Chitin fest mit dem Vorderrahmen median verbunden, der Penis. Dieser stellt ein langes Rohr dar, welches im proximalen Teile oral-ventralwärts sich erhebt, dann distalwärts in caudal-ventraler Richtung umbiegt und schließlich ganz caudalwärts gerichtet ist. Bei Ventralansicht ist der proximale Teil des Penis ohne Präparation nicht zu sehen, da er von der Lamina batilliformis, wie bei *Aeschna* der Penis von der Ligula, ventral bedeckt wird. Der Penis weist nur gegen die distale, weichhäutige Glans eine Gliederung auf. Sein Lumen steht, wie auch an Querschnitten ersichtlich ist, mit dem Blutraum des Körpers in Konnex; sonst ist keine Öffnung nachweisbar (BACKHOFF u. Verf.). Das Chitin der ventralen „konvexen“ Seite ist dunkel gefärbt und sehr hart, das der „konkaven“ Seite und des distalen Endes der Glans ist weich, dünn und hell; im proximalen Teil ist der Penis ringsum kräftig chitinisiert. Wesentlich für die morphologische Erklärung des Zygopterenpenis erscheinen mir noch folgende Momente: 1. Über die oral-ventrale Wand verläuft median ein Längskiel, welcher distalwärts schwächer wird und dann verschwindet. 2. Im proximalen Teil des Penis setzt sich die Wand als zwei verdickte und dunkelgefärbte, dicht nebeneinander über den Grund der Penistasche verlaufende Spangen in die Wand der Fenestra fort, welche von RATHKE (1832) als Processus furculiformis bezeichnet wurden.¹⁾ Die Lage

1) RATHKE gibt nur in der Tafelerklärung den Namen: „Marginis anterioris (fenestrae) processus furculiformis.“ Die Abbildung selbst habe ich nur insofern mit meinen Befunden in Einklang bringen können, als

(Insertion median am Vorderrahmen), die Form (einfache Ausstülpung der Wand der Fenestra ohne irgendwelche weiteren Öffnungen sowie die caudal gerichtete Umbiegung des distalen Teiles) und das Vorhandensein von Längskiel und Processus furculiformis sind der Ligula von *Aeschna* und dem Penis von *Calopteryx* gemeinsam und machen die Homologie beider Gebilde wahrscheinlich. Die schlanke Gestalt des Zygopterenpenis und seine kompliziert geformte Glans einerseits, die gedrungene und gehöhlte Ausbildung der primitiven Ligula der Anisopteren (*Aeschna*) andererseits sind aus der sekundär erworbenen Verschiedenheit der Funktion beider Gebilde zu erklären.

Der Vorderrahmen ist bedeutend länger und schmaler als bei den Anisopteren. Außerdem ist er in entgegengesetzter Richtung gebogen, so daß die konkave Seite caudalwärts gelegen ist und nicht oralwärts wie bei den Anisopteren. Der orale mittlere Teil des Vorderrahmens, an dem der Penis median derart befestigt ist, daß seine Öffnung caudal zwischen dem Vorderrahmen und dem Processus furculiformis liegt, verläuft vom oralen Teil der Basis der Penistasche an den Seitenwänden entlang in caudal-ventraler Richtung (cf. Taf. 9 Fig. 1 u. 2, Taf. 10 Fig. 17 *fvr*); die lateralen Enden gehören der sternalen Mulde an und sind in ihrem caudalen Teil verbreitert (Textfig. Dc). Der Hinterrahmen liegt ganz in der sternalen Mulde (cf. Taf. 9 Fig. 1 und 2, Taf. 10 Fig. 17 *fhr*); sein caudaler Teil ist zu einer „Mittelplatte“ (Verfasser) erweitert. Die Hamuli posteriores sind sehr kurz, etwas flach.

Am 3. Sterniten sitzt, wie bei den Anisopteren der Penis, auf dem Grenzstück hier die Samenkapsel (BACKHOFF, 1910). Diese hat äußerlich etwa die Form einer gewöhnlichen Feldflasche, welche mit der flachen Seite dem Sternit zugewandt und an ihrem Boden demselben angeheftet ist (cf. Taf. 10 Fig. 17 *sk*). Gegen den Halsteil ist die Samenkapsel verschmälert und ragt hier frei über das 2. Sternit. Zum größten Teil ist sie mit festem, dunkel gefärbtem Chitin bedeckt, das an den Lateralrändern des Halsteiles besonders hart ist. Dagegen befindet sich in der Mitte des letzteren, sowohl auf der ventralen und dorsalen Wand als auch am distalen Ende weiches Chitin (cf. Taf. 9 Fig. 1 und Taf. 10 Fig. 17 *sk*). Über

am caudalen Ende das betreffende Gebilde gespalten war. Soviel ich gesehen habe, geht der Spalt bis zur Insertion des Penis durch, abgesehen von den Fällen *Agrion* (im modernen Sinne!) usw., wo anzunehmen ist, daß sekundär eine völlige Verwachsung der beiden Fortsätze eingetreten ist (cf. Taf. 9 Fig. 2 *prfure*).

das Ende und ein wenig über die Ventralseite verläuft hier median ein Spalt, der durch einen kurzen Kanal in ein weites Behältnis führt, das, wie das Samenreservoir im Penis der Anisopteren, gegen den Körper geschlossen ist, und jenem höchstwahrscheinlich entspricht. Der innere Bau der Samenkapsel stimmt also im wesentlichen mit dem des Penis von *Aeschna* überein. Der Kanal, welcher von der spaltartigen Öffnung am 2. Gliede des Penis von *Sympetrum* in das 3. Glied und die Glans führt, ist vermutlich durch sekundäre Schließung der Rinne — wie sie sich am *Aeschna*-Penis findet — entstanden.

Charakteristisch ist bei den Zygopteren noch die Gestalt der vorderen Spangen des 3. Sternits. Lateral setzen sie, wie es ähnlich bei den Anisopteren der Fall ist (Textfig. Db), an seitlichen Fortsätzen des Hinterrahmens an; median sind beide miteinander verschmolzen. Das Chitin zwischen beiden Spangenpaaren ist hell und weich.

3. Historisches.

Dem Kenner der Literatur über die Copulationsorgane der Libellen werden in der obigen Darstellung hinsichtlich der Terminologie einige Abweichungen nicht entgangen sein. Nur notgedrungen hat Verf. dann gebräuchliche Namen durch andere ersetzt, wenn ihm jene leicht Anlaß zu Verwechslungen zu geben schienen.

Die Änderungen betreffen insbesondere die Ligula, ferner die Lamina batilliformis und die Fenestra.

RATHKE gibt (1832) der Ligula den Namen bei *Libellula* (*Cordulia*) *aenea* und gebraucht denselben Ausdruck wieder bei *Libellula* (*Sympetrum*) *flaveola*. Bei *Aeschna grandis* nennt RATHKE das homologe Gebilde anders: er gibt ihm den Namen Lamina batilliformis. Mit dem letzteren Namen belegt er nun weiter das auch von mir als Lamina batilliformis bezeichnete Stück bei *Agrion* (*Calopteryx*) *virgo*, obwohl dieses Gebilde dem bei *Aeschna* von ihm so bezeichneten nur analog ist. RATHKE irrt also zweimal, indem er zunächst homologe Gebilde mit zwei verschiedenen Namen belegt und hernach für ein nicht homologes einen dieser Namen in Anwendung bringt. Schon INGENITZKY beseitigt (1893) den ersten terminologischen Mißgriff RATHKE's, indem er bei *Aeschna* (!) den überflüssigen Ausdruck Lamina batilliformis durch Ligula ersetzt (vide Erklärung zu fig. 2 (!)).

Um keine neuen Termini einzuführen, habe ich den Namen Lamina batilliformis — wie ihn RATHKE bei *Aeschna* anwendet, so

treffend er auch die Form der Ligula von *Aeschna* wiedergibt! —, ignoriert und jenen Ausdruck in der von RATHKE bei *Agrion* (*Calopteryx*) gebrauchten Bedeutung beibehalten.

Ligula und Lamina batilliformis führen in der amerikanischen Literatur meist den Namen „sheath of the penis“ (CALVERT, 1893; THOMPSON, 1908; E. M. WALKER, 1912); die Ligula wird auch noch „triangle“ genannt (GODDARD, 1896) wegen ihrer besonderen Gestalt bei den Libellulinen. Wenn auch jener erstere Name auf die Beziehung beider Gebilde zum Penis in vorzüglicher Weise Rücksicht nimmt, so ziehe ich doch einen kurzen und hier nicht verwechselbaren Ausdruck — Ligula — vor, da das über die Lamina batilliformis Gesagte auch für die „sheath of the penis“ gilt. Die „Lamina batilliformis“ bleibt zwar eine kleine Schwäche, aber doch wohl die einfachste Lösung.

Auch die Fenestra verdankt RATHKE ihren Namen. Zwar zieht jener Autor bei den von ihm untersuchten Anisopteren die Lamina anterior und Hamuli anteriores mit in die Bezeichnung hinein, dafür ist dann bei *Calopteryx* der Ausdruck in dem auch hier angewandten Sinne gebraucht. Auf einen Vorschlag von Herrn Dr. F. RIS-Rheinau nenne ich die stärker chitinierten Stücke der Fenestra „Rahmen“ und spreche von Vorder- und Hinterrahmen. Die Amerikaner (CALVERT, 1893; GODDARD, 1896; THOMPSON, 1908) nennen diese Teile „frame-work“.

In der Tabelle S. 112—113 sind die Ausdrücke, welche in der Literatur Anwendung gefunden haben, neben den hier gebrauchten zusammengestellt.

4. Muskulatur.

Über die Muskeln des 2. und 3. Segments der Libellenmännchen sind bisher nur die Angaben von RATHKE (1832) und BACKHOFF (1910) bekannt geworden. Während RATHKE durch Zergliederung frischer Tiere zu seinen Ergebnissen kam, wandte BACKHOFF die Schnittserienmethode an und untersuchte vor allem die Entwicklung der Muskulatur. Die Resultate beider sind etwas verschieden und noch nicht genügend in Einklang miteinander gebracht worden; dies soll hier versucht werden.

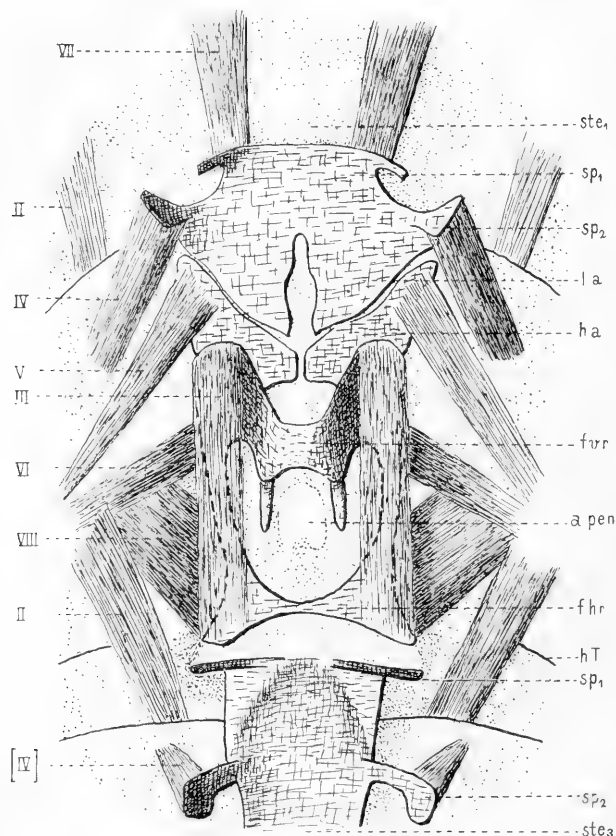
Ich untersuchte die Muskulatur der betreffenden Segmente an *Calopteryx splendens*, *Lestes virens*, *Agrion puella*, *Phenes raptor*, *Aeschna juncea*, *Brachytron hafniense*, *Onychogomphus forcipatus*, *Cordulegaster annulatus*, *Gomphomacromia paradoxa*, *Cordulia aenea*, *Libellula quadri-*

RATHKE 1832 tabularum explicatio			HAGEN 1850, 1853, 1854	CALVERT 1893	INGENITZKY 1893	KOLBE 1893
<i>Cordulia aenea</i>	<i>Aeschna grandis</i>	<i>Calopteryx virgo</i>	Odonata	Odonata	<i>Aeschna</i>	<i>Cordulia aenea</i>
fenestra	fenestrae margo anterior	Valvulae	pièce antérieure	anterior lamina	6 Paare ungegliederter Chitiplatten	—
			hameçons antérieurs	anterior pair of hamules		zackige Leisten
		lamina batilliformis	—	sheath of the penis (Zygopt.)		—
		fenestra	—	—		Längsspalt
		marginés fenestrae	—	—		—
hami	denticuli	denticuli	hameçons postérieurs	posterior pair of hamules	ligula	innere Klappen
ligula	lamina batilliformis	—	cuillère (Anisopt.)	sheath of the penis (Anisopt.)		selbständiger unpaariger Haken
—	—	organon lageniforme	gaine du pénis	vesicle of the penis	—	—
theca	lamina alveiformis	—	gaine du pénis	vesicle of the penis	Bulbus	Samenblase
—	medius articulus	—	première article	penis three- jointed	erstes Glied	Rute drei- gliedrig
—	—	—	second article		zweites Glied	
—	glans	—	troisième article		Glans	
—	prominentia uncinata	—	oreillettes	auricles	—	—
laminae curvatae	—	—	—	genital lobes	—	äußere Klappen

GODDARD 1896	THOMPSON 1908	RIS 1909; 1909—1914 briefl. Mitt. 1913—1914	BACKHOFF 1910	E. M. WALKER 1912	Verfasser 1914
Libellulinae	Odonata	Odonata	<i>Agrion</i>	Aeschninae	Odonata
anterior lamina	anterior lamina	Lamina anterior	—	anterior lamina	Lamina anterior
—	anterior (first) pair of hamules	—	schildförmige Deckplatten = äußere Platten (Verf.)	anterior hamuli	Hamuli anteriores
—	sheath of the penis (Zygopt.)	—	—	spinulose tubercles	Lamina batilliformis
—	(sternellum)	—	Penistasche und sternale Mulde	genital fossa	Fenestra
frame work	frame work anterior and posterior portion	Rahmen	—	—	Vorder- und Hinterrahmen
hamules	posterior (second) pair of hamules	Hamuli (Libellulinae)	Häkchen	posterior hamuli	Hamuli posteriores
triangle	sheath of the penis (Anisopt.)	—	—	sheath of the penis	Ligula (Anisopt.)
—	seminal vesicle	—	Samenkapsel	—	Samenkapsel (Zygopt.)
genital- bladder	seminal vesicle	Penisschale (Gomphinae 1912)	—	vesicle of the penis	Penisschale
first segment	—	—	—	first joint	2. Glied
second segment	—	—	—	second joint	3. Glied
third segment	—	—	—	third joint	Glans (Anisoptera)
—	—	Öhrchen	—	auricles	Öhrchen
genital lobes	genital lobes	Genital- loben	—	—	Genital- loben

maculata und *Sympetrum danae*. Dazu benutzte ich fixiertes adultes Material, an dem diese Segmente durch geeignete Längsschnitte aufgetrennt und die Muskeln dann freigelegt wurden.

Nach der Anordnung der Muskeln sind 3 Haupttypen zu unterscheiden, die nach ihrem Vorkommen als Zygopteren-, Aesch-



Textfig. F.

2. Sternit mit anhängenden Teilen des 2. Tergits, sowie des 1. und 3. Segments von *Aeschna juncea* L., von innen gesehen, nach Freilegung der Muskeln, unter Mitbenutzung eines Präparats von *Brachytron hafniense* MÜLLER, nach welchem die Muskeln VII und die Spangen sp_1 dargestellt sind, etwas schematisiert. Die Muskeln (I—VIII, cf. Text!) sind längsschraffiert, tergale und weichhäutige sternale Bestandteile sind punktiert, die Hartgebilde des 2. und 3. Sternits sind unregelmäßig gekreuzt schraffiert.

apen 2. Glied des Penis (durchschimmernd). *fvr* Vorder-, *fhr* Hinterrahmen.
ha Hamulus anterior. *hT* hintere Teilungslinie. *la* Lamina anterior. $sp_{1, 2}$
 vordere, hintere Spangen. $ste_{1, 3}$ 1., 3. Sternit.

niden- und Libelluliden-Typus bezeichnet seien. Bei den Aeschniden und Cordulinen kommen für die Bewegung der Teile des Begattungsapparats etwa 10 Paare von Muskeln in Betracht; bei Zygopteren und Libellulinen ist je 1 Muskelpaar weniger vorhanden. Da die Muskeln nur an adulten Imagines untersucht wurden, konnte eine Identifizierung mit den von BACKHOFF an *Agrion* beobachteten nicht ohne jeden Zweifel durchgeführt werden; aus diesem Grunde wurden die Muskeln anders, mit römischen Ziffern, bezeichnet. Die Frage nach der Natur der Muskeln ist hier unberührt geblieben.

Bei den Zygopteren wurden folgende Muskelpaare gefunden:

Im 2. Abdominalsegment:

I. Der 1. dorsale intersegmentale Längsmuskel, mit dem Muskel dlm_1 bei BACKHOFF wohl identisch, setzt am Tergit in der caudalen Hälfte an und endigt an der oralen Querleiste des 3. Tergits. Der Muskel ist kurz und breit, wenig dick.

II. Der 2. dorsale intersegmentale Längsmuskel vermutlich dlm_2 BACKHOFF's entsprechend, inseriert lateral von Muskel I und verläuft, schräg dem Lateralrande des Tergits sich nähernd, zur oralen Querleiste des 3. Tergits, an der er nahe ihrem lateralen Ende befestigt ist (cf. Textfig. F II).

III. Der ventrale segmentale Längsmuskel, vermutlich einem der (entwicklungsgeschichtlich?) intersegmentalen, ventralen Längsmuskeln (vlm_1 oder vlm_2) bei BACKHOFF entsprechend, inseriert an dem caudalen verbreiterten Ende des Vorderrahmens und endigt am caudalen Ende des Hinterrahmens (RATHKE, tab. 3 fig. 4 und 6 1; cf. Textfig. F III).

IV. Der 1. segmentale Dorsoventralmuskel, vielleicht $idvm_1$ BACKHOFF's gleichzusetzen, beginnt an den lateralen Enden der hinteren Spangen der Lamina anterior und verläuft nur ein kurzes Stück weit etwa dorsallateralwärts, um nicht weit vom Lateralrand des Tergits zu endigen (cf. Textfig. F IV).

Diese 4 Muskelpaare finden sich auch in den typischen Abdominalsegmenten, während die noch folgenden fehlen. Muskel IV bewirkt, wie schon CALVERT (1893) festgestellt hat, bei seiner Kontraktion die Atembewegung.

V. Der 2. segmentale Dorsoventralmuskel, wohl dvm_2 BACKHOFF's entsprechend, inseriert an je einem Basalstück der Hamuli anteriores und verläuft direkt zum Tergit. Ihm etwa parallel liegt

VI. Der 3. segmentale Dorsoventralmuskel, mit dem Muskel dvm_4 bei BACKHOFF identisch, inseriert lateral am Hinterahmen und dicht neben Muskel II am 2. Tergit (RATHKE, tab. 3 fig. 4 u. 6 3).

Im 1. Abdominalsegment

ist (II.) dem Muskel II des 2. Segments homolog.

VII. Ventraler intersegmentaler Längsmuskel, vlm_1 bei BACKHOFF, setzt breit an den taschenförmigen Einstülpungen oral vom Grenzstück an und verläuft durchs 1. Segment bis in den Thorax hinein (cf. Textfig. F VII).

Im 3. Abdominalsegment

dürfte der an die hinteren Spangen ansetzende dem Muskel IV des 2. Segments homologe Muskel wichtig sein (cf. Textfig. F [IV]).

Alle diese Muskeln waren am adulten Tier gut ausgebildet. Besonders mächtig entwickelt fand ich die Muskeln V, VI und VII.

Bei *Aeschna* (Textfig. F) ist die Muskulatur auffallend ähnlich ausgebildet, so daß oben schon mehrfach auf die Figur verwiesen werden konnte. Folgende Unterschiede wurden festgestellt:

Muskel I inseriert an der vorderen Teilungslinie; er endet wie bei den Zygopteren.

Muskel III setzt am oralen Ende des Vorderrahmens an; Verlauf und caudale Endigung sind wie bei den Zygopteren.

Muskel V ist schwächer, er verläuft nicht quer, sondern von den Hamuli aus schräg nach hinten zum Tergit.

Nahe bei Muskel VI inseriert am Tergit ein VIII. sehr breiter Dorsoventralmuskel (cf. Textfig. F); beide Muskeln divergieren in ihrem Verlaufe zum Sternit und endigen am Hinterrahmen. Welcher von beiden dem Muskel VI der Zygopteren homolog ist, konnte nicht entschieden werden.

Die Muskeln II, V, VI, VIII und I inserieren nahe der vorderen Teilungslinie.

Muskel VII inseriert bei *Aeschna* am oralen Rande des Grenzstückes nahe der Basis der vorderen Spangen.

Die von RATHKE an *Aeschna grandis* festgestellten Muskeln (tab. II, fig. 6 *cccc*) sind ohne Schwierigkeit mit denen meiner Bezeichnung zu identifizieren. Sie entsprechen, von vorn gezählt, den Muskeln IV, V, VI, VIII meiner Textfig. F. Außer diesen 4 Paaren

erwähnt RATHKE noch 2 andere, welche meinen VII. und III. gleichzusetzen wären.

Die übrigen Aeschniden weichen von *Aeschna* nur in geringen Unterschieden ab. *Brachytron* und *Phenes* scheinen mit *Aeschna* sogar ganz übereinzustimmen. Bei *Cordulegaster* und *Onychogomphus* inseriert Muskel V weiter caudalwärts am Hamulus anterior und wird von dem mehr dorsal gelegenen Muskel III gekrenzt. Dies ist sicherlich ein sekundärer Zustand; er findet sich auch bei den Cordulinen.

Aber ein wichtiger Unterschied trennt die Libelluliden von den Aeschniden: ein Dorsoventralmuskel, vermutlich dem Muskel VIII der Aeschniden homolog, ist intersegmental; er verläuft vom 2. Tergit zum Grenzstück des 3. Sternits (cf. RATHKE, tab. 1 fig. 8, 4 \times). Muskel I erreicht bei den Libelluliden nicht mehr die vordere Teilungslinie, und Muskel III inseriert am oralen Fortsatz des Vorderrahmens und reicht gerade bis hinter die Hamuli posteriores, an deren Grunde er im caudalen Teil befestigt ist (cf. RATHKE, tab. 1 fig. 4, 3 \times).

Während die Verhältnisse bei den Cordulinen noch an die der Aeschniden erinnern, ist bei den Libellulinen insofern eine Weiterentwicklung eingetreten, indem gewisse Muskeln sich verstärkt und ihren Ansatz verlegt haben, andere dünner geworden oder gar geschwunden sind. So war Muskel V bei den Libellulinen nicht nachzuweisen, und Muskel IV und VI sind erheblich dünner geworden. Kräftiger sind dagegen die Muskeln II und VIII geworden. Ihre tergale Insertionsstelle liegt nahe der oralen Querleiste des 2. Tergits; somit haben diese Muskeln auch eine Längenausdehnung erfahren.

Der bei RATHKE tab. 1 fig. 8, 5 \times bezeichnete Muskel entspricht dem Muskel (IV) des 3. Segments (cf. Textfig. F [IV]).

Die morphologischen Ergebnisse, welche lediglich aus dem Bau der Chitinteile, ihrer Verdickungen und dünnen Membranen gewonnen wurden, finden in der Anordnung der Muskulatur erst eine grundlegende Stütze und Bestätigung. Zwar konnte nirgends¹⁾ festgestellt werden, daß Muskeln in Ausstülpungen und Anhänge hinein-

1) Die Muskeln, welche INGENITZKY in seiner fig. 1 des Bulbus (Penisschalen)querschnittes abbildet, habe ich nicht mit genügender Deutlichkeit wiedererkannt. Ich fand auf Schnitten nur einige zerstreute, sich stark mit Hämatoxylin färbende Zellen zwischen den Epithelien des Samenreservoirs und der Penisschale. Die übrigen Angaben INGENITZKY's habe ich bestätigen können. Die elastischen Säcke in der Penisschale (Bulbus

gehen, dafür erwiesen sich aber viele verdickte Teile der sternalen und tergalen Wand als Verfestigungen für den Muskelansatz. So wurde gefunden, daß der Saum von glatterem Chitin an der vorderen Teilungslinie bei *Aeschna* für die Muskeln I, II, VI, VIII und vielleicht V als Ansatz dient; die vordere Teilungslinie erklärt sich dementsprechend als Verstärkung des Chitins. Bei den Zygopteren wurde am Tergit beiderseits nur eine glatte Stelle ohne irgend eine Leiste gefunden. Das Fehlen einer solchen findet darin seine Erklärung, daß nur der flache Muskel I hier ansetzt; die Muskeln IV, VI und V inserieren lateral am Tergit, wo das Chitin gar keine oder kleinere Schüppchen trägt als in der Mitte.¹⁾ Die orale Querleiste des 3. Tergits (und wohl der Tergite allgemein) dient den Muskeln I und II als Ansatzstelle. Eine Beziehung der hinteren Teilungslinie zur Muskulatur ist unbekannt.

Es ist nicht Aufgabe dieser Zeilen, die Wirkungsweise der Muskeln im einzelnen zu erklären; darüber hat RATHKE schon das Wichtigste mitgeteilt, worauf auch heute noch verwiesen werden kann. Bemerken möchte ich bloß, daß die Ansicht BACKHOFF's mir nicht besonders einleuchtet. Soviel ich aus der Darstellung dieses Autors ersehe, führt er die Bewegung des Penis von *Agrion* hauptsächlich auf im oralen Teile des 2. Segments gelegene Dorsoventralmuskeln — dvm_2 , die wohl mit den vorher beschriebenen dvm_4 identisch sein sollen — zurück, welche nach meiner Beschreibung den Muskeln V entsprechen, welche je an den Basalstücken der Hamuli anteriores inserieren. Kontrahieren sich diese Muskeln, so können die Hamuli anteriores vielleicht lateralwärts auseinanderweichen, oder die Basalstücke werden zum Körper hin (dorsalwärts) bewegt. Dies mag vielleicht einen Druck auf die Lamina batilliformis zur Folge haben, der sich auf den Penis fortpflanzen und seinen distalen Teil dorsalwärts bewegen oder caudalwärts verschieben

INGENITZKY) habe ich an adulten *Aeschna* gesehen; juvenile Stücke (auch von anderen Arten) zeigten nichts Derartiges.

Die Bemerkung INGENITZKY's, die Muskulatur des Bulbus hätten RATHKE und BURMEISTER als stark entwickelt angegeben, trifft für RATHKE, der sich sehr vorsichtig ausdrückt, jedenfalls nicht zu: „... tenuis exstare mihi videbatur musculus, qui inter glandulae superiorem faciem et illius thecam locum haberet ...“

1) Es soll natürlich nicht gesagt sein, daß das Fehlen der Zähnnchen auf größere Festigkeit des Chitins schließen lasse, sondern die Muskelansätze am Chitin (der Tergite) sind durch glatte oft zähnnchenfreie Stellen ausgezeichnet.

würde. Daß bei der Kontraktion jener Muskeln eine ventral gerichtete Bewegung am distalen Teil des Penis erfolge — und dies ist doch wohl die wesentlichste —, erscheint mir ohne besondere Mitwirkung anderer Muskeln deswegen ausgeschlossen, weil die orale Wandung der Penistasche aus weichem Chitin besteht, welches die Bewegung der Muskeln nicht auf die Basis des Penis übertragen kann.

Viel wichtiger scheinen mir für die Bewegung des Penisendes in ventraler Richtung die Muskeln III zu sein, welche nach RATHKE's und meinen Feststellungen segmentale und nicht, wie BACKHOFF (vielleicht nur für juvenile Tiere) angibt, intersegmentale Muskeln sind. Die Kontraktion dieser Muskeln bewirkt eine Knickung der beiden Rahmen gegeneinander um eine die Trennungsnähte verbindende Achse. Nun können entweder der Vorderrahmen oder der Hinterrahmen, jeder allein oder beide gleichzeitig, sich bewegen. Derjenige Teil wird die Bewegung ausführen, der mit der Umgebung weniger fest verbunden ist. Das ist bei den Zygopteren und Aeschniden der Vorderrahmen; sein Anhang (der Penis bei Zygopteren, die Ligula bei Aeschniden) wird bei der Kontraktion jener Muskeln mit dem distalen Teile sich nach vorne, ventralwärts bewegen. — Bei den Aeschniden hat das den Zweck, den Penis freizulegen.

Bei *Sympetrum* ist wohl hauptsächlich das umgekehrte der Fall: der Muskel III inseriert am Hinterrahmen (-rudiment) nahe der Trennungsnäht, am Vorderrahmen jedoch an dem oralen Fortsatz, weit von der Trennungsnäht entfernt. Der orale Fortsatz des Vorderrahmens ist von der Lamina anterior nur durch eine schmale Naht getrennt, so daß an dieser Stelle kaum eine Bewegung möglich erscheint. Der Hinterrahmen dagegen ist im caudalen Teil reduziert, und das Chitin ist hier eine weite Strecke hin weich. Die Folge ist, daß durch die Kontraktion jener Muskeln die Rudimente des Hinterrahmens und die mit ihnen fest verbundenen Hamuli (posteriores) — diese mit ihrem distalen Teil caudaldorsalwärts — bewegt werden.

Spezieller Teil.

Die Aufgabe des speziellen Teiles dieser Arbeit besteht darin, die Chitinteile der Segmente 2 und 3 der männlichen Libellen, welche größere Verschiedenheiten in den einzelnen Gruppen aufweisen, durch eine möglichst lückenlose Formenreihe zu verbinden und aus den Formverhältnissen womöglich schon bekannte Beziehungen

zur natürlichen Verwandtschaft größerer Gruppen weiter zu begründen oder gar Vermutungen über bisher unbekannte abzuleiten. Diese Aufgabe ist teilweise schon gelöst; es existieren eine Reihe von systematischen Arbeiten, in denen natürlich der Hauptwert auf die Unterschiede, weniger auf gemeinsame Merkmale gelegt ist. Diese Arbeiten¹⁾ betreffen immer nur bestimmte Gruppen, nämlich die Libellulinen und Gomphinen, und bei diesen wieder gewisse, gut sichtbare Teile (Hamuli, Lamina anterior und Genitalloben bei Libellulinen, Hamuli anteriores und posteriores sowie die Penisshale bei Gomphinen). Erst in neuester Zeit erfuhren Lamina anterior und Hamuli anteriores bei Aeschninen eine Bearbeitung in vergleichender Hinsicht (E. M. WALKER, 1912).

Diese Subfamilien der Anisoptera haben hier entsprechend kurz abgetan werden können. In den folgenden Zeilen wurde besonderer Wert gelegt auf diejenigen Teile, die in der systematischen Literatur aus konventionellen Gründen und technischer Schwierigkeiten halber weniger untersucht sind. Ihre Ausbildung wurde bei den verschiedenen Gruppen und Arten verglichen und jeder Teil für sich besprochen.

1. Das 2. Abdominaltergit.

Außer den im allgemeinen Teil schon erwähnten Öhrchen und Genitalloben bei Anisopteren kommen am 2. Tergit in beiden Unterordnungen Differenzierungen des lateralen Randes vor, welche in einem eigenen Abschnitt „Besondere Bildungen“ besprochen sind. An derselben Stelle sind auch die von DE SELYS (1854) erwähnten „oreillettes“ von *Euphaea* untergebracht.

a) Öhrchen.

Die Öhrchen (oreillettes, auricles) sind hohle Auswüchse des Tergits, welche an den lateralen Enden der vorderen Teilungslinie liegen. In dieser Weise finden sie sich, entsprechend dem Vorkommen der vorderen Teilungslinie (s. o.), nur bei Anisopteren; sie fehlen den Libellulinen und der Anax-Gruppe unter den Aeschninen.

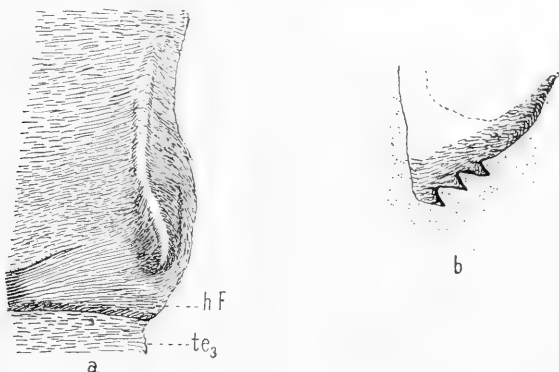
Im allgemeinen kann man einen oral-sternalwärts flach und allmählich in das benachbarte Chitin übergelenden Teil von einem caudal-medialwärts steil abfallenden unterscheiden. Beide Teile sind

1) HAGEN, 1858 und RIS, 1909—1914, 1912a seien von den mir bekannten besonders hervorgehoben.

entweder durch einen vorstehenden Rand getrennt oder gehen ineinander über. In letzterem Falle ist der steil abfallende Teil immer mit Zähnchen besetzt; in ersterem stehen die Zähnchen, falls vorhanden, am „Rande“.

Form und Größe wechseln bei den verschiedenen Gruppen. Nach Zahl und Stellung der Zähnchen sind folgende Unterschiede zu erkennen:

1. Die Zähnchen stehen in großer Zahl unregelmäßig zerstreut über den steilabfallenden Teil des Öhrchens (Typus I *Phenes*, *Tachopteryx*; *Phyllopetalia* [Taf. 9 Fig. 3, 4 *au*]). Bei *Tachopteryx* ist auch der größte Teil des Tergits mit kleinen Zähnchen besetzt;



Textfig. G.

a „Oreillettes“ von *Euphaea formosa* SELYS. b Öhrchen von *Aeschna juncea* L. 25:1.
hF hinteres Feld des 2. Tergits. te_3 3. Tergit.

bei *Phyllopetalia* stehen die Zähnchen hauptsächlich an dem nur angedeuteten „Rande“ der Öhrchen.

2. *Phyllopetalia* leitet über zu den Aeschninen (Typus II), bei denen ein deutlicher Rand an den Öhrchen ausgebildet ist. Dieser trägt die Zähnchen in einer Reihe; nur ausnahmsweise stehen wenige außerhalb (*Jagoria*). E. M. WALKER fand (1912), daß in der Boyeria-, Brachytron- und Gynacantha-Gruppe die Zahl der Zähnchen beträchtlich, bei der Aeschna-Gruppe dagegen gering ist; Verf. hat dies auch an den von WALKER nicht untersuchten *Telephlebia* und *Jagoria* bestätigt gefunden. Sind nur wenige Zähnchen vorhanden, so sind diese sehr groß (Textfig. G b).

3. Die Cordulegasterinen (Taf. 9 Fig. 6 *au*) und Chlorogom-

phinen (Fig. 5 au) sowie *Synthemis* und *Gomphomacromia* unter den Cordulinen weisen nur wenige Zähnnchen auf, welche zerstreut am steiler abfallenden Teile der Öhrchen stehen (Typus III); bemerkenswert ist, daß bei *Anotogaster sieboldi* und *basalis* SELYS¹⁾ sehr schwach erhabene Öhrchen vorkommen, die wenige, aber deutliche Zähnnchen tragen²⁾. Bei *Cordulephya* stehen 3—4 kleine Zähnnchen am „Rande“ der Öhrchen. Dem Typus III sind auch die Öhrchen der Gomphinen zuzurechnen (*Gomphus*, *Onychogomphus*, *Ophiogomphus*, *Anstrogomphus*); bei *Ictinus* findet sich nur ein mächtiger Zahn am „Rande“ (cf. HAGEN, 1858, tab. 16, 1 e [oreille] *Cacus latro* ERICHSON).

4. Bei vielen Cordulinen fehlen die Zähnnchen auf den Öhrchen (Typus IV). Es sind die Genera, welche mit *Cordulia* und *Didymops* näher verwandt sind, also *Somatochlora*, *Epithecina* (*Hemicordulia*) und *Cordulia* einerseits, *Macromia*¹⁾ *Phyllomacromia*¹⁾ und *Didymops* andererseits, ferner *Oxygastra* (Fig. 7) und *Aeschnosoma*. Bei *Hemicordulia* sind die Öhrchen bekanntlich fast ganz reduziert; *Paracordulia* bildet nach MARTIN (1906) einen Übergang von *Somatochlora* zu *Hemicordulia*.

Hinsichtlich der Größe in bezug auf die Länge des Tergits oder vorderen Feldes scheint die Regel zu gelten, daß die relative Größe der Öhrchen der Zahl der Zähnnchen annähernd entspricht; dies kommt auch in den Figg. 3—6 zum Ausdruck. Bei Gomphinen und Cordulinen kommen stärkere Abweichungen vor.

Ein Vergleich der nach Unterschieden in Zahl und Verteilung der Zähnnchen aufgestellten Typen führt zu einer Formenreihe, deren Endglieder von Typus I einerseits und den Formen ohne Öhrchen (Libellulinen und Anax-Gruppe) andererseits gebildet werden. Zwischen Typus I (Petalurinae) und die Anax-Gruppe reihen sich ein 1. Petalia-Gruppe; 2. Boyeria-, Brachytron- und Gynacantha-Gruppe; 3. Aeschna-Gruppe (Reihe I); zwischen Typus I (Petalurinen, nicht *Phyllopetalia*) und die Libellulinen die Typen III und IV (Reihe II).

Die Untersuchungen an anderen Organen (Flügelgeäder, Mundwerkzeuge usw.) haben ergeben, daß zwischen *Anax* und den Libellulinen keine nähere Verwandtschaft besteht; das Fehlen der Öhrchen bei beiden ist daher als Konvergenz zu deuten. Dagegen hat man mehrere Anhaltspunkte dafür gefunden, daß die Petalurinen

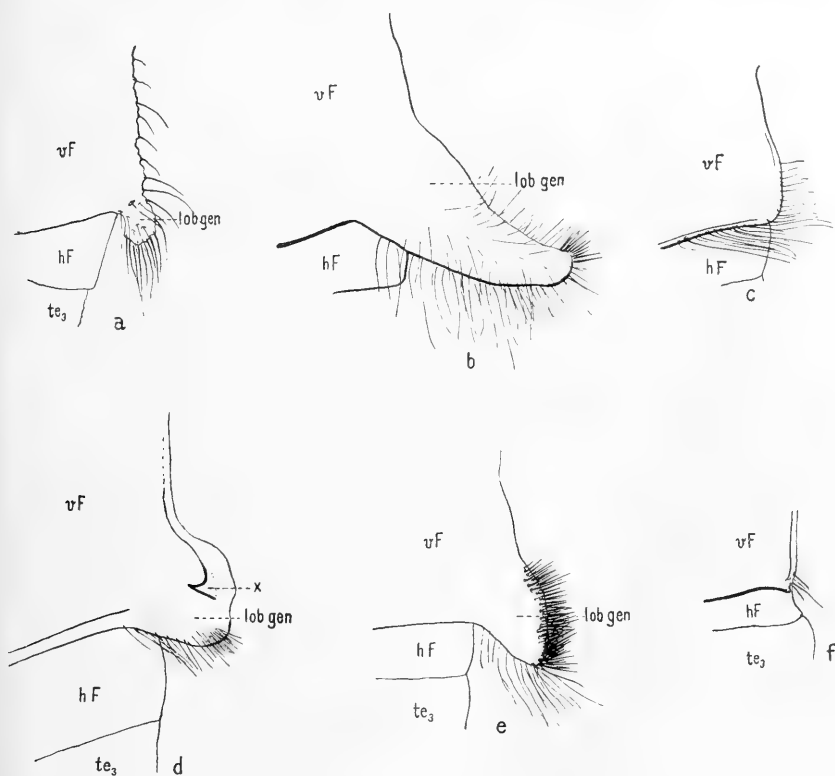
1) Im Musée d'histoire naturelle in Brüssel festgestellt.

2) In der Literatur ist die Angabe verbreitet, daß bei *Anotogaster* keine Öhrchen vorkämen.

mit den Aeschninen einerseits und den Cordulegasterinen, Chlorogomphinen und Gomphinen andererseits näher verwandt sind. Der 1. Typus der Öhrchen hat demnach als primitivster zu gelten, von dem sich die anderen Typen ableiten lassen.

b) Genitalloben.

Die Genitalloben sind lappen- oder blattartige Erweiterungen des Lateralrandes im caudalen Teile des vorderen Tergitfeldes. Sie unterscheiden sich von weniger hervorragenden Bildungen bei Aeschniden und Zygopteren dadurch, daß sie flache Auswüchse darstellen.



Textfig. H.

Caudale Partie des rechten Lateralrandes des 2. Tergits einiger Cordulinen.
 a *Cordulephya pygmaea* SELYS 30:1. b *Cordulia aenea* L. 16:1. c *Gomphomacromia paradoxa* BRAUER 21:1. d *Aeschnosoma forcipula* SELYS 21:1. e *Didymops transversa* SAY. 16:1. f *Synthemis virgula* SELYS 16:1.

vF vorderes Feld. hF hinteres Feld des 2. Tergits. lob gen Genitallobus.
 te3 3. Tergit. x Dorn.

die mit Haaren oder Borsten besetzt sind, jedoch keine Zähnchen tragen. Selten findet sich, wie bei *Aeschnosoma forcipula* (Textfig. Hd), ein kräftiger, distal gekrümmter Dorn mitten auf dem Lobus.

Echte Genitalloben kommen nur bei Libelluliden vor und sind charakteristisch für diese Familie; sie fehlen unter den Cordulinen den Arten von *Synthemis* (*virgula*, *guttata*, *primigenia* FÖRST.,¹⁾ *macrostigma* SELYS,¹⁾ *eustalacta* BURM.¹⁾ (Textfig. Hf) und *Gomphomacromia* (*paradoxa*, *fallax* McLACHL.¹⁾ (Textfig. Hc). Auf Bildung von Formenreihen, wie bei den Öhrchen, ist hier verzichtet worden, weil zu wenig Zwischenformen zur Verfügung standen. Über die verschiedene Ausbildung der Genitalloben bei den Libellulinen gibt RIS (1909—1914) für viele Arten Beschreibung und Abbildung. In Textfig. H sind einige charakteristische Formen der Genitalloben von Cordulinen dargestellt.

Von den *Cordulia* näher stehenden Formen hat *Hemicordulia australiae* kürzere, *Epithea* bedeutend längere Genitalloben. Etwas ähnlich sind die Genitalloben von *Didymops* und *Oxygastra* (Taf. 9 Fig. 7 *lob gen*), letzteren wieder die von *Cordulephya*.

Aus dem Fehlen der Genitalloben bei Aeschniden geht hervor, daß diese Gebilde sich im Libellulidenstamme entwickelt haben. Da kein Grund vorliegt, das Nichtvorhandensein der Genitalloben bei *Synthemis* und *Gomphomacromia* durch sekundären Schwund entstanden zu denken, ist das Verhalten bei diesen Genera als primitiv anzusehen.

c) Besondere Bildungen.

1. Den Seitenrändern des 2. Tergits von *Euphaca*-Arten (z. B. *formosa* und *lura*) läuft eine Leiste parallel, die sich gegen ihr caudales Ende verbreitert und zu einem spitzen dreieckigen Anhang erhebt (Textfig. Ga). Letzteren hat DE SELYS (1853—1854, p. 50) als „oreillette“ bezeichnet, da er den Anisopterenöhrchen ähnlich gelegen ist. Eine Homologie mit diesen ist nicht sicher, denn die Form der Anhänge und ihre Verbindung mit einer Längsleiste stimmen wenig mit dem Verhalten der Öhrchen bei Anisopteren überein. Für die Homologie beider Arten von Auswüchsen spricht die Insertion der Muskeln II und VI (s. o.). Diese Muskeln setzen bei den daraufhin untersuchten Zygopteren nahe am Lateralrande des Tergits dort an, wo bei *Euphaca* etwa die Längsleiste liegt. Die Längsleiste könnte man nun der vorderen Teilungslinie der Anisopteren homolog setzen, weil beide als Verstärkung der Insertionsstelle homologer Muskeln dienen. So würde DE SELYS' Bezeichnung gerechtfertigt erscheinen.

1) In Brüssel untersucht.

Eine Längsleiste nahe jedem der beiden Lateralränder des 2. Tergits, wie bei *Euphaea*, jedoch ohne den caudalen Anhang, fand ich bei mehreren Zygopteren, z. B. *Baiadiera*, *Neurobasis*, *Calopteryx*, sogar *Heteragrion*.

2. Bei Zygopteren und Anisopteren ist der Seitenrand, die Grenze der Tergite gegen die Pleurfalten, undeutlich, weil der Übergang des härter chitinierten und meist dunkler gefärbten Tergits in die weiche und farblose Pleurfalte allmählich erfolgt. Im 2. Tergit der Anisopteren treten nun Differenzierungen in vierfacher Form am Lateralrande auf, von denen eine — die Genitalloben der Libelluliden — schon oben besprochen wurden. Die drei anderen finden sich bei den Aeschniden; es sind folgende:

a) *Aeschninae* (inkl. *Phyllopetalia apicalis*). Nahe dem Lateralrande zieht sich eine Längsreihe von Zähnchen in weiten Abständen voneinander hin; am caudalen Ende der Reihe im vorderen Felde stehen die Zähnchen unregelmäßig zerstreut (*Gynacantha*). Bei *Aeschna* fehlt die Längsreihe von Zähnchen; bei *Ae. cyanea* ist die lateral-caudale Partie des vorderen Tergitfeldes stark wulstig aufgetrieben, und hier stehen Zähnchen und Haare in großer Zahl; bei den übrigen untersuchten *Aeschna*-Arten ist die wulstige Verdickung kaum bemerkbar und die Zahl der Zähnchen entsprechend geringer. *Jagoria* besitzt nur die Zähnchenreihe, und diese löst sich caudalwärts in 2 Reihen auf, welche nebeneinander verlaufen. Bei *Brachytron* allein wurde eine leistenartige, schwache aber scharfe Seitenrandverdickung ohne Zähnchen festgestellt.

Der Seitenrand des 2. Tergits von *Phyllopetalia apicalis* ist fast genitallobenartig vorgezogen, aber wenig flach und mit einigen Zähnchen bedeckt (Taf. 9 Fig. 4 y).

b) Bei den Petalurinen, Cordulegasterinen und vielen Gomphinen geht eine caudalwärts dicht mit Zähnchen besetzte Leiste in einem weiten Bogen in die hintere Teilungslinie über (Taf. 9 Fig. 3 und 6).

c) Bei *Chlorogomphus magnificus* zeigt das vordere Feld des 2. Tergits am Seitenrande eine schmale, wulstige Längsleiste, welche mit dunklen, längeren Borsten wenig dicht besetzt ist. Diese Leiste setzt sich in gerader Richtung in den Seitenrandkontur des hinteren Feldes fort (Taf. 9 Fig. 5). Diese Form erinnert an die Längsleiste bei Zygopteren und ist vielleicht eine primitive Bildung.

2. Das 2. Abdominalsternit.

a) Lamina anterior.

Die Lamina anterior ist das am meisten oral gelegene Stück des 2. Sternits, welches dieses gegen das 1. Sternit begrenzt; sie fehlt bei keiner der untersuchten Formen.

Die Lamina anterior besteht allgemein aus dem oralen Grenzstück mit 2 lateralen Spangenpaaren und der caudalwärts gelegenen eigentlichen Lamina. Grenzstück und Lamina fand ich bei Libellu-

linen oft durch eine Chitinquerleiste getrennt, welche im Niveau des hinteren Spangenpaares verläuft.

Caudal-lateral von der Lamina liegt je ein Hamulus anterior, caudal in der Mediane meist die Lamina batilliformis oder entsprechende Stücke. Zwischen Lamina anterior und Lamina batilliformis befindet sich in der Regel weiches farbloses Chitin.

Grenzstück. Bei den Zygopteren sind allgemein nur die hinteren Spangen kräftig chitinisiert und dunkel gefärbt; der orale Teil ist dünnhäutig und farblos. Nur bei *Euphaea* habe ich die vorderen Spangen als schmale wenig dunkler als die Umgebung gefärbte Chitingrätchen erkennen können (Taf. 10 Fig. 12 *sp*₁). Sonst, z. B. bei *Baiaidera*, *Calopteryx*, *Diplhebia*, *Lestes*, *Agrion*, *Ischnura*, waren zwei flache taschenartige Vertiefungen ausgebildet, an welche je ein Muskel des 1. Segments (VII) ansetzt.

Bei den Anisopteren kommt das Grenzstück in zwei Formen vor. Bei Petalurinen, Aeschninen und Gomphinen ist es kurz mit wenig verdickter Mitte und schmalen, relativ längeren, vorderen Spangen, die nur ausnahmsweise verkümmert sind (z. B. *Aeschna juncea*). Die Cordulegasterinen, Chlorogomphinen und Libelluliden haben ein längeres, gleichmäßig verdicktes und dunkel gefärbtes Grenzstück mit nur kurzen, stummelartigen, vorderen Spangen (Taf. 10 Fig. 14 bis 16 *sp*₁).

Lamina. Bei den Zygopteren ist die Lamina immer von hinten her median eingeschnitten; die dem Einschnitt zugekehrten Ränder der Lamina nenne ich Innenränder, die den Hamuli anteriores zugewandten Außenränder der Lamina anterior.

Unterschiede kommen vor: 1. im Verlauf der Innenränder; 2. in der Ausbildung der Außenränder; 3. im Auftreten von Höckern lateral vom Einschnitt; 4. in der Länge der Lamina.

1. Die Lamina ist ziemlich flach bei den meisten Agrioniden; bei vielen Calopterygiden ist der den Innenrändern zugekehrte Teil mehr oder minder dorsalwärts eingesenkt, z. B. bei *Euphaea* (Taf. 10 Fig. 12 *ir*), *Libellago*, *Rhinoceypha* (Textfig. Jc), *Cora* (Textfig. Jd), *Baiaidera*.

Ist die Lamina flach, so können die Innenränder mehr oder minder gerade (Textfig. Ja, *Neurobasis*) oder eingebuchtet sein. Einen stärker welligen Verlauf zeigen besonders *Thore*, *Heteragrion* (Textfig. Ji) und *Idiocnemis*. Der mediane Einschnitt läuft am Grunde entweder spitz zu (*Neurobasis*, *Lestes*, *Agrion*, Textfig. Ja, g, m) oder ist abgestumpft (*Disparoneura* [Textfig. Jk], *Platycnemis*).

2. Die Außenränder der Lamina sind immer ziemlich gerade und caudalwärts mehr oder weniger einander genähert. Ihre Konturen er-

scheinen verschieden. Entweder sind die angrenzenden Basalstücke der Hamuli anteriores und die Lamina dunkel gefärbt; dann treten die Außenränder als hellere Nähte auf (*Euphaea* (Taf. 10 Fig. 12 ar), *Baiadiera*, *Phaon*) oder sind gar nicht zu sehen (*Hetaerina*, *Lais*, Legion Thore, die meisten Podagrion). Oder Lamina und Basalstücke sind beide ziemlich hell gefärbt, dann tritt ebenfalls kein Kontur auf (*Diplhebia*, *Pyrrhosoma nymphula* usw.). Häufig findet sich ein 3. Fall: Die Basalstücke sind dunkel, die Lamina hell gefärbt; die Grenze ist dann durch die verschiedene Färbung scharf markiert (*Calopteryx virgo*, *Lestes*, *Agrion* (Taf. 9 Fig. 1 ar), *Enallagma* usw.). Der umgekehrte Fall — Lamina dunkel, Basalstücke hell — wurde nicht beobachtet. Bei *Lestes sponsa* sah ich auch eine Naht an der Grenze der dunkel gefärbten Lamina und Basalstücke verlaufen. Längs der Naht ist das Chitin manchmal (*Lestes*, *Euphaea*) furchenartig vertieft. Im allgemeinen sind die Grenzen von Lamina und Basalstücken nie so scharf wie bei den Aeschniden; da sie jedoch häufig in irgend einer Weise angedeutet sind, ergibt sich, daß Lamina anterior und Hamuli anteriores auch bei den Zygopteren verschiedene Stücke sind.¹⁾

3. Seitlich vom Grunde des medianen Einschnittes tritt bei manchen Formen je ein Höcker auf. Bei *Calopteryx*-Arten (*virgo*, *splendens*, *atrata*) und besonders bei *Neurobasis chinensis* ist dieser Höcker recht kräftig, ähnlich wie bei *Brachytron* (Aeschnine; natürlich eine Konvergenzerscheinung!) bei *Neurobasis* sind die Höcker untereinander durch einen oralwärts vom Grunde des medianen Einschnittes verlaufenden Wulst verbunden (Textfig. J a), *Lestes sponsa* und *L. barbarus* besitzen ähnlich gelegene, aber viel schwächer ausgebildete Höcker (Textfig. J g). Bei *Diplhebia* befindet sich eine Erhebung am Grunde des Einschnittes, welche lateral sich verschmälert und steil abfällt, caudal sich allmählich senkt (Textfig. J e).

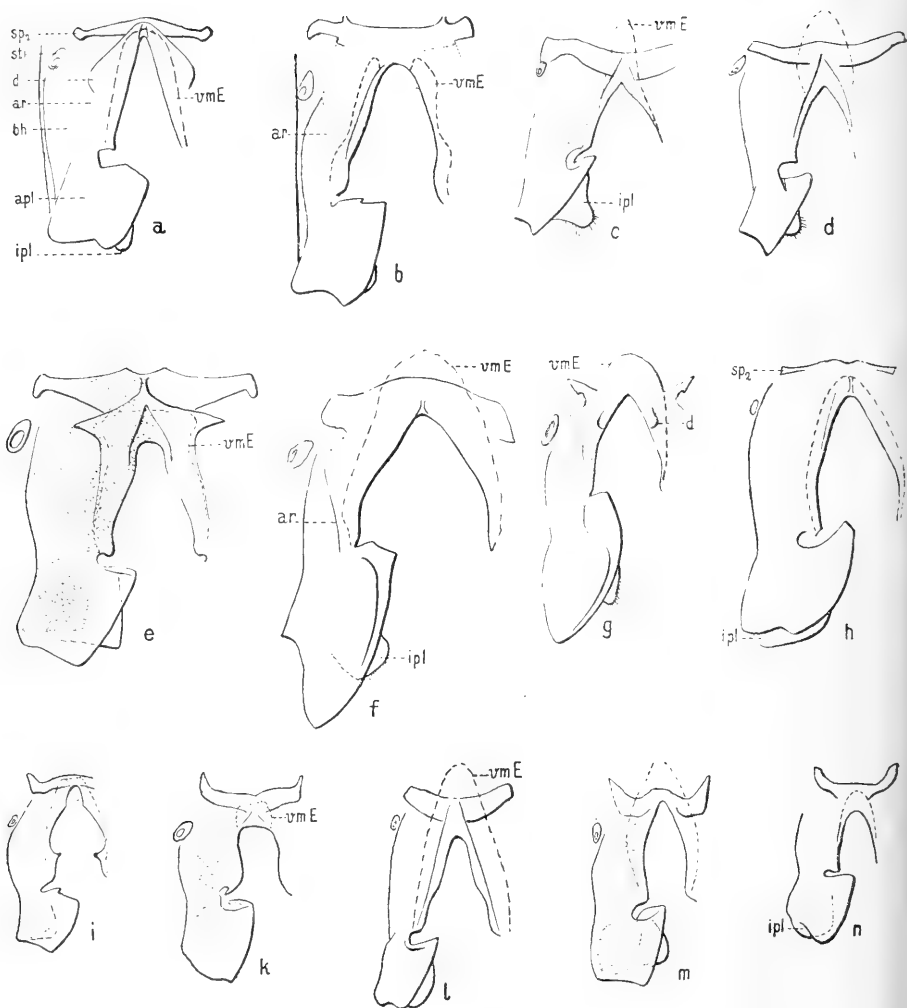
4. Längenunterschiede der Lamina wurden nicht genauer verfolgt. Ein Vergleich der in Textfig. J bei c, d, g und l dargestellten Formen gibt genügende Auskunft.

Die Lamina variiert in der Form bei Anisopteren so stark, daß eine getrennte Besprechung selbst der Unterfamilien nötig erscheint.

Die Lamina der Petalurinen ist kurz und besitzt am caudalen Rande einen tiefen, breiten, ausgerundeten, medianen Einschnitt (Taf. 9 Fig. 3; Taf. 10 Fig. 13 la). Die Seitenstücke sind beulenartig, fast halbkuglig vorgewölbt.

Ähnlich gebildet ist die Lamina bei *Ictinus* (HAGEN, 1858, tab. 14

1) cf. THOMPSON (1908) Rekapitulation 4.: „In Zygoptera only one pair, the posterior, of hamules is found unless we assume that the peculiarly developed posterior lobes of the anterior lamina here are to be taken as hamules“.



Textfig. J.

Lamina anterior und Hamulus anterior der rechten Seite von Zygopterenmännchen. a *Neurobasis chinensis* L. b *Vestalis amoena* SELYS. c *Rhincocypha quadrimaculata* SELYS. d *Cora semipalca* SELYS. e *Diphlebia testoides* SELYS. f *Synlestes weyersi* SELYS. g *Lestes sponsa* HANSEM. h *Microstigma lunatum* SELYS. i *Heteragrion erythrogastrium* SELYS. k *Disparoneura* sp. (Madura). l *Selysioneura cervicornu* FÖRST. m *Agrion hastulatum* CHARP. n *Pyrrosoma tenellum*. DE VILLERS. 21:1.

sp₂ hintere Spangen. ar Außenrand der Lamina anterior. bh Basalstück des Hamulus anterior. apl äußere, ipl innere Platten des Hamulus. vmE vordere mediane Einsenkung (gestrichelt). sti Stigma. d Höcker der Lamina anterior.

pa). Während bei *Gomphus* der Einschnitt noch angedeutet ist, verläuft der caudale Rand der Lamina bei *Onychogomphus forcipatus* ziemlich gerade. Allgemein ist bei den Gomphinen die Lamina flacher als bei den Petalurinen.

Phyllopetalia und die *Aeschninen* haben eine längere Lamina als die vorgenannten Subfamilien und erinnern dadurch mehr an die Zygopteren. Der mediane Einschnitt ist immer vorhanden. Folgende Unterschiede wurden beobachtet. Der Einschnitt ist breit, am oralen Grunde stumpf und gerundet (*Phyllopetalia* [Taf. 9 Fig. 4], *Telephlebia*), oder die Innenränder verlaufen ziemlich gerade; diese können nun dicht nebeneinander liegen, so daß der Einschnitt ganz schmal ist (*Jagoria*) oder sie liegen entfernter voneinander, etwa parallel (*Gynacantha*) oder oralwärts genähert (*Aeschna*, *Anax*). Lateral vom Einschnitte treten Höcker auf (= spines of the anterior lamina E. M. WALKER, 1912), die in der Brachytron- und Boyeria-Gruppe ziemlich klein bleiben, in der *Anax*-, *Aeschna*- und *Gynacantha*-Gruppe in starke Dornen auswachsen, deren Form sogar zur Trennung von Artengruppen bei *Aeschna* verwandt wurde (E. M. WALKER, 1912). *Phyllopetalia apicalis* besitzt keine solchen Höcker (Taf. 9 Fig. 4).

Die Lamina der *Cordulegasterinen* (Taf. 9 Fig. 6 *la*) zeigt 3 schwache Erhabenheiten, 1 mediane und 2 laterale. Caudalwärts geht das dunklere Chitin der Lamina ohne Grenze in helles über. Ein medianer Einschnitt fehlt.

Bei *Chlorogomphus* ist die Lamina herzförmig erhaben. Caudalwärts ist sie schwach eingebuchtet (Taf. 9 Fig. 5 *la*).

Die *Cordulinen* besitzen meist eine Lamina mit 2 lateralen, schräg gestellten, wulstigen Vorwölbungen, die median oft einander berühren und dann der Bildung bei *Chlorogomphus* ähnlich sind (Taf. 9 Fig. 7, Taf. 10 Fig. 14—16). Die caudale Grenze ist verschieden, etwas eingebuchtet mit zackigem Kontur (*Oxygastra*) oder ziemlich gerade (*Cordulia*) oder verwischt (*Aeschnosoma*). Mit den *Hamuli anteriores* tritt gelegentlich eine Verwachsung ein, entweder partiell, wie bei *Cordulia* (Taf. 10 Fig. 15), wo im oralen Teil der Grenze die helle Naht sichtbar ist, im caudalen dagegen nur eine Furche, oder total, wie bei *Aeschnosoma*. Im letzteren Falle zieht sich ein dunkler Streif dorthin, wo man die Grenze vermuten würde (Taf. 10 Fig. 16).

Der Fall *Aeschnosoma* legt den Verdacht nahe, daß auch bei den *Libellulinen* eine Verschmelzung der Lamina mit den (*Basalstücken* der) *Hamuli anteriores* stattgefunden habe, nur daß sie hier

noch viel vollkommener sei, da ein Grenzstreif, wie bei *Aeschnosoma*, bei Libellulinen nirgends wahrnehmbar ist. Die Form der sogenannten Lamina bei Libellulinen stimmt nämlich in manchen Fällen (*Diastatops*, *Palpopleura*, *Libellula* usw.) mit dem Verschmelzungsprodukt bei *Aeschnosoma* so überein (cf. weiter unten), und das sonst völlige Fehlen der Hamuli anteriores bei den Libellulinen paßt so schlecht in die Regel, daß jene Hypothese, die zuerst von THOMPSON (1908)¹⁾, jedoch in etwas abweichender Form. ausgesprochen wurde, an Wahrscheinlichkeit gewinnt. Weitere Bemerkungen zu dieser Frage befinden sich in den Abschnitten über die Hamuli anteriores und Lamina batilliformis.

b) Hamuli anteriores.

Als Hamuli anteriores werden die paarigen Anhänge bezeichnet, die lateral und etwas caudal von der Lamina anterior gelegen sind. Ursprünglich sind sie durch eine Naht von dieser geschieden, können aber sekundär mit ihr verschmolzen sein. Verf. vertritt gegen THOMPSON²⁾ die Ansicht, daß bei den rezenten Formen die Trennung der Hamuli anteriores von der Lamina anterior das primitive Verhalten darstellt und daß eine Verschmelzung, wie sie zweifellos mehr oder minder bei den Zygopteren und vielleicht bei den Libellulinen (s. oben) erfolgt ist, als eine sekundäre Erscheinung aufzufassen ist. Dann kann man auch die Hamuli anteriores als charakteristische Bestandteile des 2. Abdominalsternits der Männchen betrachten.

An einem Hamulus anterior unterscheide ich ein proximales Basalstück und den distalen eigentlichen Hamulus. Das Basalstück ist ein Bestandteil der Wandung des 2. Sternits und ist immer vorhanden; der eigentliche Hamulus ist ein Anhang des Basalstücks, meist seines medialen oder mehr caudalen Randes, und ist bei den Libelluliden mehr oder weniger reduziert.

Über die allgemeinen Bauverhältnisse der Hamuli anteriores bei

1) Die Stelle lautet übersetzt: „fig. 21 stellt die Bauverhältnisse, wie sie bei *Perithemis* gefunden wurden, dar. Die Lamina anterior . . . ist einfach im Bau und ist bereits beschrieben worden; besondere Aufmerksamkeit sei den Einkerbungen an den Seiten und den mit *k* bezeichneten seitlichen Teilen geschenkt, denn diese zeigen den Ursprung des vorderen Hamulipaares an.“

2) Rekapitulation 9.: „The anterior or first pair of hamules in the phylogenetic series show themselves to be developments of the anterior lamina“.

Zygopteren vergleiche man die Darstellung derselben bei *Calopteryx virgo* im allgemeinen Teil.

Während die äußeren Platten bei den einzelnen Gruppen, und vielleicht sogar Arten (*Calopteryx*, *Sapho*), stark variieren, sind innere Platten und Basalstücke wenig verschieden. Letztere unterscheiden sich bei einigen Formen (z. B. *Selysioneura*) durch die Länge, welche mit der der Lamina anterior Schritt hält, und durch die Färbung, worüber im Abschnitt „Lamina anterior“ genügend gesagt ist. Hinsichtlich der Form ist noch nachzutragen, daß der Mitte zu, oral vom Ansatz des eigentlichen Hamulus, das Basalstück eingebuchtet ist. Die Form der Einbuchtung ist variabel bei verschiedenen Gruppen. Wenn die Einbuchtung fehlt, wie bei den *Lestinae* (cf. Textfig. Jf und g), so ist die äußere Platte an ihrer Basis über sie oralwärts vergrößert.

Die inneren Platten wurden besonders groß und dick gefunden bei *Hetaerina* und *Lais*, sowie in den Legionen Euphaea und Libellago (Textfig. Jc *ipl*). Für die Legion Pseudostigma ist charakteristisch, daß die inneren Platten flach und direkt mit dem Basalstück so verwachsen sind, daß sie caudalwärts über die äußeren Platten hinausreichen (Textfig. Jh). Eine ähnliche Bildung fand ich sonst nur bei *Pyrrhosoma tenellum*, wo jedoch der Mitte zu die äußeren Platten einen Fortsatz haben, der ebenso weit caudalwärts reicht wie lateral die inneren Platten (Textfig. Jn).

Die Verschiedenheiten der äußeren Platten betreffen die Form, die Größe, die Färbung und den Neigungswinkel in bezug auf das Basalstück.

Formenunterschiede finden sich sowohl an der oralen als auch an der caudalen Seite der als ursprünglich vierseitig angenommenen äußeren Platten. Mächtige Erweiterungen der caudalen Seite sind für die *Lestinae* charakteristisch (Textfig. Jf, g); bei keinem anderen (untersuchten) Zygopter erreichen diese Fortsätze solche Dimensionen. Kleinere, spitze Fortsätze fand ich bei *Rhinocypha quadrimaculata* und *Cora semiopaca*. Bei den *Lestinae* ist auch der orale Rand beträchtlich vorgezogen; durch beide Fortsätze erscheinen die äußeren Platten stark in die Länge gezogen und bedeutend größer als die Basalstücke. Die Differenzierungen am oralen Rande sind besonders bei den Genera der Legion Calopteryx auffällig verschieden, bei den *Agrioninae* (= Agrionidae exkl. *Lestinae*) sind die Unterschiede gering.

Bemerkenswert ist noch eine Leiste, welche an der Basis der äußeren Platten nahe der Einbuchtung des Basalstückes beginnt und sich meist nahe am oralen Rande hinzieht. Sie wurde nicht bei allen Formen aufgesucht. Bei den *Lestinae* liegt diese Leiste weiter ab vom oralen Rande und scheint sich in eine dem distalen Rande genäherte Leiste fortzusetzen.

Über die besondere Größe der äußeren Platten bei den *Lestinae* ist oben schon berichtet worden. Besonders kleine äußere Platten besitzt *Euphaea* (Taf. 10 Fig. 12 *apl*). Bei Ventralansicht erscheinen hier die äußeren Platten noch kleiner, weil sie gegen die Ebene der Basalstücke einen großen Neigungswinkel haben, infolgedessen nicht in ihrer ganzen Größe gesehen werden. Dasselbe ist der Fall bei *Rhinocypha* und *Cora*; in Textfig. Jc kommt dies für *Rhinocypha* gut zum Ausdruck. Nahe den oral-distalen Ecken berühren sich oft die beiden äußeren Platten gegenseitig. Bei *Euphaea*, *Rhinocypha* und *Cora* ist eine Berührung ausgeschlossen, da die Platten zu steil stehen. Während bei *Lestes* die Platten einander fast überdecken, stehen sie bei *Chlorolestes* und besonders bei *Synlestes* weit auseinander.

Über die Färbung ist folgendes zu bemerken. Bei der Mehrzahl der Calopterygiden sind Basalstück und die Platten dunkel gefärbt. Nur bei *Diphlebia* (vielleicht hat mir ein etwas juveniles Stück vorgelegen) hatten beide eine hellere Färbung (Textfig. Je; die hellsten Stellen sind durch dichtere Punktierung gekennzeichnet). Wie bei den meisten Calopterygiden sind die Stücke auch bei den echten Podagrion (d. h. Legion Podagrion exkl. *Chlorolestes* und *Synlestes*) dunkel gefärbt; *Heteragrion erythrogastrum* zeigt (auch am adulten Tier) hellere Farben. Helle Basalstücke und dunkle Platten sind mir bei *Pyrrosoma nymphula* aufgefallen. Bei *Agrion* (Textfig. Jm, Taf. 9 Fig. 1 *ha*) und Verwandten sowie *Platynemis* und *Disparoneura* (Textfig. Jk) sind die äußeren Platten mit Ausnahme eines verschieden breiten Randes hellgefärbt, die Basalstücke dann meist dunkel.

Eine Teilung in äußere und innere Platten ist an den Hamuli der Anisopteren nicht mit Sicherheit zu erkennen. Außer bei Cordulegasterinen und Gomphinen sind die eigentlichen Hamuli der Anisopteren kleiner als die Basalstücke.

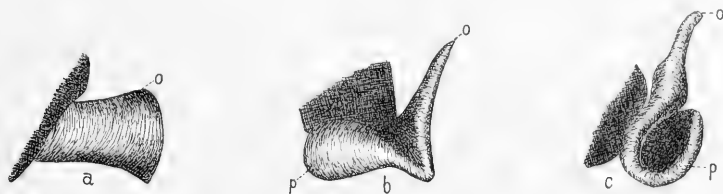
An die äußeren Platten bei Zygopteren erinnern am ehesten die Hamuli von *Phyllopetalia apicalis* (Taf. 9 Fig. 4 *ha*). An einem mächtigen, gewölbten Basalstück sitzt ein kleiner, etwa beilförmiger Hamulus, der bei Ventralansicht um seine distal-proximale Achse konvex gekrümmt erscheint. Bemerkenswert ist eine bandförmige Chitinverdickung, die sich von der Basis des eigentlichen Hamulus aus caudalwärts hinzieht (Taf. 9 Fig. 4 *x*).

Von den Hamuli anteriores der echten Aeschninen scheinen mir die der Brachytron- und Boyeria-Gruppe (E. M. WALKER, 1912, tab. 12 fig. 3) dem Typus *Phyllopetalia* am nächsten zu stehen. Die komplizierteren Aeschna-, Anax- und Gynacantha-Hamuli sind wieder von denen der Boyeria- und Brachytron-Gruppe abzuleiten. In der etwas skizzenhaften Textfig. K ist je ein Hamulus der rechten Seite von *Phyllopetalia*, *Brachytron* und *Aeschna* dargestellt. Man kann sich vorstellen, wie aus der oral-distalen Ecke des Hamulus

von *Phyllopetalia* (*o*) der oralwärts gerichtete Fortsatz des Hamulus (*o*) der Brachytron-Gruppe und eventuell aus diesem der „hamular process“ (*o*) (E. M. WALKER) der Aeschna-Gruppe entstanden ist. Die „Hamularfalte“ (*p*) der Aeschna- usw. -Gruppen ließe sich durch Umbiegung des caudal-proximalen Teiles des *Brachytron*-Hamulus (*p*) erklären. Eine Reihe guter Abbildungen von Aeschninen-Hamuli, die die Formverschiedenheiten bei den einzelnen Species von *Aeschna* zum Ausdruck bringen, finden sich bei E. M. WALKER (1912), tab. 12—14.

Beiden Petalurinen ist das Basalstück der Hamuli anteriores durch eine dem Caudalrande genäherte und parallel laufende Leiste (Taf. 10 Fig. 13 *x*) ausgezeichnet. Der Hamulus selbst stellt eine dicke, mannigfach wellig-gekrümmte Platte dar. Bei *Phenes* (Taf. 10 Fig. 13) ist diese Platte größer als bei *Tachopteryx* (Taf. 9 Fig. 3) und der Caudalrand an einer Stelle besonders stark gefalten (*y*).

Die Hamuli anteriores von *Chlorogomphus magnificus* (Taf. 9



Textfig. K. Der rechts gelegene Hamulus.

a von *Phyllopetalia apicalis* SELYS. b von *Brachytron hafniense* MÜLLER. c von *Aeschna canadensis* WALKER nach E. M. WALKER (1912), schematisiert.

Fig. 5 *ha*) haben mit denen von *Phenes* noch die meiste Ähnlichkeit hinsichtlich der Form. Denkt man sich diese um eine längs der Basis der eigentlichen Hamuli verlaufende Drehachse lateralwärts geschlagen, so kommen sie der Form von *Chlorogomphus* etwas näher; der distale Rand (*d* in Fig. 5 und 13) und eine mehr caudal gelegene wellige Erweiterung (bei *z*) würden dann in beiden Figuren einander entsprechen. Aber noch in anderer Weise lassen sich die Hamuli anteriores von *Chlorogomphus* deuten. Der Teil bei *d* kann als äußere Platte, die dazu etwa senkrecht stehende Platte *z* als innere Platte eines Hamulus aufgefaßt werden. Gestützt wird diese Ansicht dadurch, daß *z* durch eine Falte mit einer medianen Chitinverdickung in Verbindung steht, die nach Lage und etwas auch nach der Form als Lamina batilliformis angesprochen werden kann. Sollte diese Auffassung richtig sein, so läge bei

Chlorogomphus ein Verhalten vor, das außerordentlich an die Zygopteren erinnert und dann primitiv ist.

Die *Cordulegasterinen* weisen *Hamuli anteriores* von untereinander sehr ähnlicher Form auf (Taf. 9 Fig. 6 *ha*). Der eigentliche *Hamulus* stellt eine große dicke Platte dar, die ähnlich wie bei den *Petalurinen*, aber schwächer wellig gekrümmt ist. Mit den distalen Enden stehen beide *Hamuli* weiter auseinander als bei den *Petalurinen*, wodurch die Verschiedenheit der Bilder zustande kommt.

Bei den *Gomphinen* hat das Basalstück eine noch stärkere Verkleinerung erlitten als bei den *Cordulegasterinen*. Der eigentliche *Hamulus* ist stabförmig, außerordentlich wechselnd in der Gestalt, vielfach am Ende zweiästig und gezähnt. In der „Monographie des Gomphines“ hat HAGEN (1858) eine Menge guter Abbildungen der *Hamuli anteriores* von *Gomphinen* gegeben, auf die hier verwiesen sei.

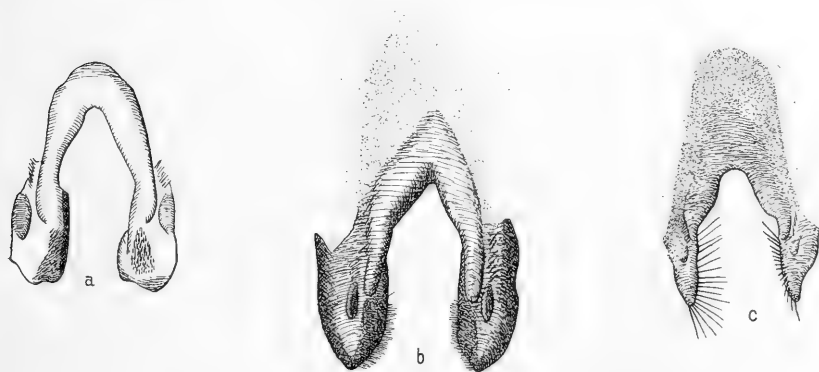
Unter den *Libelluliden* ist nur die Subfamilie der *Cordulinen* durch den Besitz deutlich erkennbarer *Hamuli anteriores* ausgezeichnet. Ich möchte 2 Typen unterscheiden: bei dem einen (primitiven, Typus I) sind Basalstück und eigentlicher *Hamulus* vorhanden, bei dem anderen (Typus II) ist der eigentliche *Hamulus* sehr stark reduziert. *Hamuli* vom Typus I besitzen *Didymops* (Taf. 10 Fig. 14 *ha*) *Macromia*¹⁾, *Phyllomacromia*¹⁾, *Synthemis*, *Gomphomacromia* und *Cordulephya*; zum Typus II rechne ich *Epithecä*, *Cordulia* (Taf. 10 Fig. 15 *ha*), *Somatochlora*, *Hemicordulia* und *Aeschnosoma* (Taf. 10 Fig. 16 *ha*); *Oxygastra* steht etwa in der Mitte zwischen beiden Typen, dem Typus II jedoch näher als dem Typus I. Die *Hamuli* von *Didymops* sind fast tetraedrisch, denen von *Chlorogomphus* am ähnlichsten gestaltet. *Macromia* — welche ich zwar nur flüchtig untersuchte — besitzt ziemlich drehrunde *Hamuli anteriores*. *Synthemis*, *Gomphomacromia* und *Cordulephya* haben plattenartig entwickelte *Hamuli*. Bei den Formen vom Typus II ist nur noch eine wulstige Randverdickung des Basalstückes und an derselben zwei (etwas verschieden große) Höcker zu sehen; bei *Aeschnosoma* fehlen auch diese. Hieraus geht hervor, daß der eigentliche *Hamulus* in der Reihe der *Cordulinen* eine Reduktion bis zum völligen Schwund erlitten hat, daß also schließlich nur noch das Basalstück erhalten bleibt (*Aeschnosoma*). Das Basalstück verschmilzt mit der *Lamina anterior* (s. oben) erst nur zum Teil (*Cordulia*), dann soweit, daß nur

1) In Brüssel untersucht.

noch ein Farbkontur sichtbar bleibt (*Aeschnosoma*). Die lateralen Teile des caudalen Randes der „Lamina anterior“ vieler Libellulinen stimmen in der Form mit den Basalstücken der Hamuli anteriores von *Aeschnosoma* so sehr überein, daß eine völlige Verschmelzung von Lamina anterior und den Basalstücken bei den Libellulinen anzunehmen ist.¹⁾

c) Lamina batilliformis.

Bei den Zygopteren stellt die Lamina batilliformis eine V-förmig gekrümmte, verdickte und dunkel gefärbte Chitinspange dar, welche zwischen Lamina anterior und Fenestra, sowie zwischen den beiden Hamuli anteriores gelegen ist. Ringsum ist sie von weichem Chitin umgeben; dieses bildet zwischen den caudalen Schenkelenden der



Textfig. L. Lamina batilliformis von Zygopteren.

a *Euphaea formosa* SELYS 45:1. b *Thore boliviana* McLACHL. 32:1. c *Lestes sponsa* HANSEMANN 45:1.

Lamina batilliformis und den inneren Platten der Hamuli anteriores eine Falte, welche die vordere mediane Einsenkung gegen die Penistasche abgrenzt.

Die Öffnung des „V“ ist caudalwärts gerichtet. Die caudalen Enden der Schenkel sind ventralwärts umgebogen und setzen hier

1) Das Fehlen des Muskels V, der sonst an den Hamuli anteriores inseriert, bei den Libellulinen ist kein unbedingter Beweis gegen die Verschmelzungshypothese. Der Schwund dieses Muskels hat die Reduktion des Hamulus zur Folge gehabt; darauf trat die Verschmelzung des Basalstücks mit der Lamina anterior ein. Es wäre von Interesse, die Muskulatur von *Aeschnosoma* daraufhin zu untersuchen.

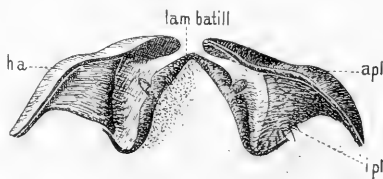
an die oben erwähnte Falte an. An der Umbiegung befindet sich je eine Gruppe dichtgestellter kurzer Borsten, von der aus oralwärts eine Reihe Börstchen sich lateral von der Lamina batilliformis hinzieht. Seitlich von dieser Reihe befindet sich eine kleine dunkler gefärbte Vorwölbung (Textfig. L und M).

Weitere Abweichungen wurden nicht beim gesamten Zygopterenmaterial nachgesehen.

Der Haufen dichtgestellter Borsten wurde bei Calopterygiden und *Megaloprepus* beobachtet. Bei den meisten Agrioniden fehlt er; statt dessen sind die Borsten der oben erwähnten Reihe besonders lang (Textfig. Lc).

Das Chitin oral von der Lamina batilliformis ist häufig eine Strecke weit verdickt und dunkler gefärbt. Die Lamina hebt sich dann wulstig gegen diese Verdickung ab (Textfig. Lb) oder ist nicht einmal mehr durch die Färbung zu unterscheiden (Taf. 9 Fig. 1 l bat, Textfig. Lc). Man kann in letzterem Falle die Lamina batilliformis als Y-förmig bezeichnen.

An der oral gelegenen Verdickung treten weitere Differenzierungen auf. Bei *Pyrphosoma tenellum* und bei *Chlorolestes* fand ich den Vorder- rand der Verdickung eingekerbt, bei *Synlestes* fand ich sogar einen schwachen Längskiel im oralen Teile der Verdickung ausgebildet, der eine interessante Analogiebildung zu dem Längskiel der Ligula bei Anisopteren darstellt (cf. Kapitel Fortpflanzungsweise bei den Libellen, S. 180).



Textfig. M.

Lamina batilliformis und Hamuli anteriores von *Agrion pulchellum* VANDERL., bei Ansicht von hinten. 45:1.

lam batill Lamina batilliformis. ha Hamulus anterior. apl äußere, ipl innere Platten der Hamuli anteriores.

Bei den Anisopteren kommen Verdickungen des Chitins vor, die nicht nur ihrer Lage, sondern auch ihrer Form halber mit der Lamina batilliformis der Zygopteren in Beziehung gesetzt werden dürfen und die ich als rudimentäre Lamina batilliformis bezeichne. Sie treten in verschiedener Form auf. Bei *Phenes* (Taf. 10 Fig. 13 r/bat) liegt median, von den Hamuli anteriores etwas verdeckt, ein V-förmiges Stück, lateral davon eine längere Reihe kräftiger Borsten. Bei *Tachopteryx* habe ich bloß zwei kleine verdickte Chitinplättchen gefunden, welche mit Borsten dicht besetzt sind. Ähnliche Chitinplättchen sind bei den Aeschninen verbreitet; E. M.

WALKER nennt sie „spinulose tubercles“. Diese Gebilde sind verschieden geformt. Bei *Tachopteryx* sind diese Plättchen länglich, bei *Phyllopetalia* groß, quadratisch (Taf. 9 Fig. 4 *rlbat*), bei den übrigen Aeschninen kleiner. Bei *Aeschna juncea* sind die beiden Plättchen durch eine dunkler gefärbte schwach im Sinne der Bildung bei *Phenes* gebogene Chitinbrücke verbunden.

Bei Gomphinen und Cordulegasterinen war nichts von solchen Gebilden nachzuweisen.

Am interessantesten ist hier *Chlorogomphus* (Taf. 9 Fig. 5 *rlbat*). Dicht caudal von der nur schwach eingebuchteten Lamina anterior liegt eine kräftige Chitinspange, die nur wenig gekrümmt ist, so daß sie in die Einbuchtung der Lamina anterior hineinpaßt. Diese Spange setzt sich lateral je in eine aus zarterem Chitin bestehende Falte fort, die ihrerseits an die Hamuli anteriores ansetzt; wenige Borsten stehen um die Spange herum unregelmäßig zerstreut. Das Vorkommen der seitlichen Falten erinnert sehr an die Lamina batilliformis der Zygopteren.

Ähnlichen Spangen wie bei *Chlorogomphus* begegnet man bei mehreren Cordulinen; sie sind jedoch deutlich sichtbar nur an genügend adulten Tieren. Bei *Oxygastra* (Taf. 9 Fig. 7 *rlbat*) ist die Spange fast V-förmig, mit sehr langen Borsten besetzt, welche caudalwärts fast das distale Ende der Ligula erreichen. Bei *Cordulia* (Taf. 10 Fig. 15 *rlbat*) und *Somatochlora* ist nur eine schmale schwach gebogene Spange vorhanden, die wenige Börstchen trägt. *Cordulephya* ist ebenfalls mit einer schmalen, schwach gebogenen Spange versehen, die dadurch ausgezeichnet ist, daß die Börstchen auf 2 laterale Verdickungen beschränkt sind. Bei *Synthemis guttata* sah ich bloß eine schwach gebogene Reihe von Börstchen an der Stelle, wo sonst jene Spange zu finden war. Die übrigen Cordulinen zeigten nichts Deutliches, wahrscheinlich wegen zu geringer Ausfärbung; nur *Aeschnosoma* ist wiederum wegen besonderer Eigenschaften hervorzuheben. Die Lamina anterior ist hier caudalwärts nicht scharf begrenzt. Die caudalen Ränder der Basalstücke der Hamuli anteriores verbindet dagegen ein scharfer, bogig gekrümmter Kontur, an dem seitlich je einige Borsten angebracht sind. Von dem Kontur aus liegt oralwärts dunkles Chitin, das ohne Grenze in das der Lamina anterior übergeht. Den Kontur halte ich für den letzten Rest jener bei *Cordulia* und *Oxygastra* noch deutlichen Spange, der hier — bei *Aeschnosoma* — mit der Lamina anterior durch dunkleres Chitin verbunden ist. Man könnte einwenden, daß der

Kontur der Lamina anterior angehöre; dagegen spricht der Umstand, daß bei *Cordulia* und *Oxygastra* auf die lateralen schräg stehenden Erhabenheiten caudalwärts die mehr oder weniger zackige Grenze der Lamina anterior direkt folgt (s. Fig.), während bei *Aeschnosoma* der Caudalrand weiter abgerückt ist. Aus der Lage und der Art der Begrenzung ergibt sich also, daß der caudale Grenzkontur bei *Aeschnosoma* der bei anderen Cordulinen isoliert angetroffenen Spange homolog ist.

Betrachtet man das „Verschmelzungsprodukt“ von *Aeschnosoma* noch einmal im ganzen, so ergibt sich aus den bisherigen Darlegungen, daß es aus der Lamina anterior, den Basalstücken der Hamuli anteriores und jener Spange, die ich als rudimentäre Lamina batilliformis bezeichne, hervorgegangen ist. Aus diesen Stücken, nehme ich nun an, setzt sich auch das als Lamina anterior in der Literatur bezeichnete Gebilde der Libellulinen zusammen. Für diese Annahme spricht die Ähnlichkeit der Form bei einigen Libellulinen und *Aeschnosoma* und die Unerklärlichkeit des sonst plötzlichen — weil keine Übergänge da sind — Fehlens der Basalstücke der Hamuli anteriores bei den Libellulinen. Die Verteilung der Borsten am caudalen Rande ist außerdem bei Libellulinen manchmal ähnlich wie bei *Aeschnosoma* und der Lamina batilliformis von *Cordulephya*.

Alle von der Form von *Diastatops*, *Palpopleura* usw. abweichenden „Laminae anteriores“ bei Libellulinen sind als sekundäre Bildungen anzusehen (z. B. *Pantala*, *Orthetrum cancellatum*, *Leucorrhinia* usw.).

d) Vordere mediane Einsenkung.

Die *vmE.* (= vordere mediane Einsenkung) ist bei den Zygopteren das hauptsächlich aus weichem Chitin bestehende Stück, das den medianen Einschnitt der Lamina anterior ausfüllt, caudal von der Lamina batilliformis begrenzt wird und an der Lücke ohne scharfe Grenze — nur jene Falten, die von der Lamina batilliformis zu den inneren Platten der Hamuli ziehen — in das weiche Chitin der Penistasche übergeht. Sie liegt bei den Zygopteren niemals flach, sondern nach der Form der „Einsenkung“ lassen sich 2 extreme Typen unterscheiden, die durch zahlreiche Übergänge verbunden sind:

Typus I. (*Euphaca formosa*) (Taf. 10 Fig. 12 *vmE.* [durchschimmernd!]). Die Einsenkung geht nur wenig dorsal von der Lamina anterior nach vorn und endet in zwei rundlichen relativ stumpfen Zipfeln. Diese sind bei *Euphaca* dunkelgefärbt, der übrige Teil ist hell.

Typus II. (*Agrion pulchellum*) (Taf. 9 Fig. 2 *vmE*). Die Einsenkung ist weit oralwärts verlängert, sie geht dorsal von der Lamina anterior bis ins erste Abdominalsegment hinein. Sie endet in einem spitzen, hohlkegelförmigen Sack. Die Färbung ist bei *Agrion* oralwärts unbestimmt verdunkelt.

Dem *Euphaea*-Typus sind auch *Baiadera* und *Libellago* zuzurechnen. Bei *Vestalis amoena* (cf. Textfig. Jb), *Megaloprepus caeruleatus* und *Disparoneura* sp. (Textfig. Jk *vmE*) fand ich diesen Typus, jedoch mit fehlender Pigmentierung der Zipfel. Bei einem zweiten Exemplar von *Megaloprepus*, das ich zum Vergleich heranzog, war die *vmE* nach dem *Agrion*-Typus (d. h. Übergangsform mit einem Zipfel) gebaut.

Nach dem *Agrion*-Typus ist die *vmE* bei den meisten Zygopteren gebaut. Extreme Ausbildung (sehr spitz zulaufende Einsenkung) findet sich z. B. bei *Lestes barbarus*, *Nehalennia speciosa*, *Rhinocypha quadrimaculata* (Textfig. Jc *vmE*) Legion Thore, viele Podagrion.

Die Legionen Calopteryx, Platycnemis und allenfalls Protoneura sind mit wenigen Ausnahmen (*Vestalis*, *Selysioneura*, *Disparoneura*) durch einen Übergangstypus (*Neurobasis chinensis* Textfig. Ja *vmE*) ausgezeichnet, bei dem die Einsenkung in einem Zipfel endet und nicht oder kaum ins 1. Segment hineinragt.

Die *vmE* von *Diplhebia* weicht insofern vom Typus I ab, als die beiden Zipfel seitlich an dem vorn stumpfen Ende stehen (Textfig. Je *vmE*).

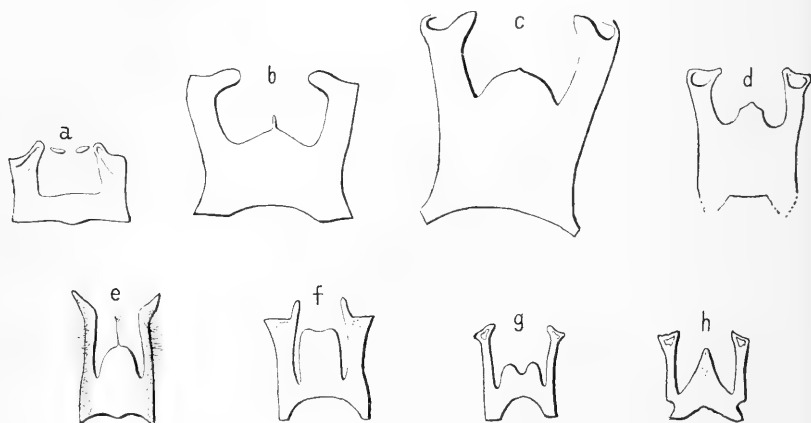
Der dorsal von der Lamina anterior gelegene Teil kann mehr oder weniger caudal am Einschnitt ansetzen (vgl. Textfig. Jd und h).

Unter den Anisopteren kann man nur bei *Phyllopetalia apicalis* von einer *vmE* sprechen. Hier öffnet sich mitten in der sonst ziemlich flachen Chitinhaut eine kleine sackartige Vertiefung etwa vom Neurobasistypus, die aber relativ viel kleiner ist, da sie oral nicht einmal den Grund des medianen Einschnittes der Lamina anterior erreicht (Taf. 9 Fig. 4 *vmE*).

e) Fenestra.

Vorderrahmen. Man kann sagen: je stärker der Anhang des Vorderrahmens (Ligula bei Anisopteren, Penis bei Zygopteren) entwickelt ist, um so mehr ist sein medianer Teil dorsalwärts vertieft und oralwärts gerückt und umgekehrt. Damit sind außer den sonst im allgemeinen Teil angegebenen die vorkommenden Unterschiede so gut wie erschöpft. Es kommen noch vor Verbreiterungen des medianen Teiles der Spange (*Jagoria*), ferner wurden beobachtet Längenunterschiede bei Zygopteren (cf. Taf. 9 Fig. 2. Taf. 10 Fig. 18). Bei *Chlorogomphus* wurde lateral von den Hamuli anteriores ein ziemlich langer dornartiger Höcker beobachtet (cf. Taf. 9 Fig. 5 m), dessen Bedeutung rätselhaft ist.

Hinterrahmen. Bei den Zygopteren wechselt die Gestalt des Hinterrahmens beträchtlich; vor allem ist es der Vorderrand der Mittelplatte, weniger der Hinterrand, der verschieden vorgezogen oder eingebuchtet ist. Bei den Calopterygiden gehen die Unterschiede etwa bis zu den „Légions“, bei der Legion Calopteryx bis zu den Genera; bei den Agrioniden treten sogar deutliche Differenzen bei Arten einer Gattung auf (*Ischnura*, Textfig. N g, h)¹⁾. Die Seitenränder des Hinterrahmens sind nicht immer deutlich; die oralen Schenkel, an denen die Hamuli posteriores sitzen, sind bei den



Textfig. N.

Hinterrahmen von Zygopteren. 18:1.

a *Rhincocypha quadrimaculata* SELYS; b *Diphlebia lestoides* SELYS; c *Megaloprepus caeruleatus* DRURY; d *Microstigma lunatum* SELYS; e *Chlorolestes longicauda* BURM.; f *Argia* sp. (Peru); g *Ischnura pumilio* CHARP.; h *Ischnura elegans* VANDERL. — Heller chitinierte Stellen sind punktiert, undeutliche Konturen gestrichelt.

Agrioniden meist schmaler als bei den Calopterygiden; gelegentlich (*Lestinae*) sind sie sogar behaart. Bei *Rhincocypha* und *Libellago* fallen einige Chitinverdickungen auf, welche an den Seiten der Hamuli posteriores nach der Mitte zu gelegen sind (Textfig. Na). Merkwürdig ist ein langer, schmaler, schwach gefärbter Fortsatz des Vorderrandes der Mittelplatte bei *Chlorolestes*, der am oralen Ende gegabelt ist (Textfig. N e).

Die im allgemeinen Teil erwähnten Unterschiede in der Aus-

1) Geringere Unterschiede finden sich bei *Agrion* und *Lestes*; vielleicht ist der Hinterrahmen auch bei den Arten von *Argia* und *Enallagma* verschieden geformt.

bildung des Hinterrahmens bei den Anisopteren sind durch einige Übergänge verbunden. Bei *Ictinus* fand ich nur die seitlichen Schenkel entwickelt; zwischen den caudalen Enden derselben lag der Processus furculiformis, durch weiches Chitin von jenen getrennt.

Der Hinterrahmen weist bei den Cordulinen Verschiedenheiten auf, die zum Teil durch den Grad der Ausfärbung veranlaßt sind, z. B. bei *Somatochlora*, wo nur an gut ausgefärbten Stücken eine U-förmig ausgeschnittene Partie schwach bräunlich gefärbt ist. Bei anderen Genera sind noch deutliche Spangen entwickelt; diese sind bei *Synthemis* ziemlich breit, bei *Oxygastra* (Taf. 9 Fig. 7) schmal.

Die Beziehungen, welche zwischen dem Hinterrahmen und dem Processus furculiformis bei Gomphinen bestehen, sind im nächsten Kapitel besprochen.

f) Der mediane Anhang des Vorderrahmens.

Processus furculiformis. Bei der Mehrzahl der Zygopteren und Anisopteren besteht der Processus furculiformis aus zwei getrennten Spangen, welche vom proximalen Ende des Zygopterenpenis bzw. der Anisopterenligula in ziemlich gleichem Abstand caudalwärts verlaufen. Folgende Unterschiede wurden gefunden:

Bei Zygopteren sind im ganzen 4 Typen zu unterscheiden, die kurz als *Cora*-, *Calopteryx*-, *Agrion*- und *Ischnura*-Typus bezeichnet seien (vgl. Textfig. O). *Cora*- und *Calopteryx*-Typus sind durch Übergänge verbunden und in beiden Familien am verbreitetsten. Den *Agrion*-Typus fand ich besonders bei *Agrion* (s. auch Taf. 9 Fig. 2 *prfure*) exklusive *A. lindeni*. Der *Ischnura*-Typus ist durch *Ischnura*-Arten, *Enallagma* und *Agrion lindeni* vertreten; Übergänge zum *Calopteryx*-Typus fand ich z. B. bei *Pseudagrion* und *Disparoneura*, wo die beiden Spangen, wie beim *Ischnura*-Typ, caudal verwachsen sind, aber näher beisammen stehen.

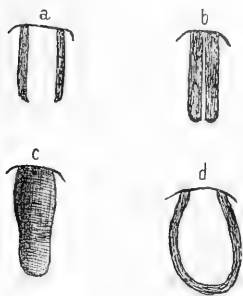
Bei den Anisopteren betreffen die Unterschiede zunächst die Länge der Spangen, und zwar sind bei den Formen, welche eine kräftig entwickelte und lange Ligula haben (Petalurinen, Cordulegasterinen und Chlorogomphinen), die Spangen bedeutend länger als z. B. bei den Libellulinen, wo die Ligula nur eine kleine Schuppe darstellt.

Nur bei den Gomphinen wurden Formenunterschiede beobachtet. Die beiden Spangen treten an ihrem caudalen Ende zusammen und verschmelzen hier miteinander wie beim *Ischnura*-Typus der Zygopteren (*Onychogomphus*). Während der Hinterrahmen bei *Onychogomphus* von den seitlichen Schenkeln aus je einen Fortsatz nach dem Processus furculiformis entsendet — der

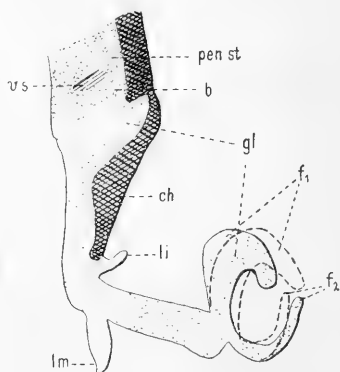
jedoch mit diesem nicht in Verbindung tritt —, sonst aber voll entwickelt ist, sind bei *Ictinus* nur noch diese Fortsätze und der orale Teil des Hinterrahmens erhalten geblieben. THOMPSON (1908) hat an *Ophiogomphus* beobachtet, daß die getrennten Spangen des Processus furculiformis caudalwärts weit verlängert sind und mit dem Hinterrahmen in Verbindung treten.

An *Tachopteryx* habe ich gefunden, daß das weiche Chitin zwischen den Spangen des Processus furculiformis eine längliche Vertiefung aufweist, die zur Aufnahme des 2. Penisgliedes bestimmt ist (Taf. 9 Fig. 3 x).

Zygoterenpenis. Der proximale Teil des Zygoterenpenis ist bei allen untersuchten Zygoteren gleichmäßig ausgebildet. Um



Textfig. O.



Textfig. P.

Textfig. O. Die 4 Typen des Processus furculiformis bei Zygoteren, schematisch. a *Cora*-Typus. b *Calopteryx*-Typus. c *Agrion*-Typus. d *Ischnura*-Typus.

Textfig. P. Penisspitze von *Sapho ciliata* FABR. bei Lateralansicht von rechts. 34: 1. *penst* Penisstiel (distales Ende). *b* Borsten. *ch* Chitinverdickung der Glans. *li* Lamina interna. *lm* Limbus membranosus. *f*₁ äußere Fäden. *f*₂ innere Fäden. *vs* Verdickung der Seitenwand. Dunkles Chitin ist je nach der Färbung schraffiert, helles punktiert. Die links gelegenen Fäden der Glans sind gestrichelt.

so verschiedener ist die Form des distalen Teiles, insbesondere der Glans selbst. Da ich diesen Teil etwas genauer untersucht habe, ist es nötig, vor der vergleichenden Betrachtung einige Termini zu erklären.

Der Zygoterenpenis besteht aus dem langen proximalen Penisstiel und der distalen Glans. Der Penisstiel ist bis zu seiner distalen Grenze auf seiner „konvexen“ Seite mit festem elastischem Chitin bedeckt und dunkel gefärbt. Sonst ist, mit Ausnahme der Basis (s. auch den allgemeinen Teil), das Chitin hell und weich. Am distalen Ende des Penisstieles befindet sich in den weichen Seiten-

wänden je eine verdickte Stelle, die Verdickung der Seitenwand (Textfig. *Pvs*); zwischen dieser und der medianen Verdickung des Penisstieles stehen oft Borsten (Taf. 11 Fig. 41) oder Stacheln (Taf. 10 Fig. 18). An der Grenze gegen die Glans befindet sich median ein heller Fleck aus weichem Chitin, der Grenzfleck, der eine gelenkige Verbindung der Glans mit dem Penisstiel herstellt.

Die allgemeine Darstellung des Baues der Glans erfolgt unter Zugrundelegung der Textfig. P (*Sapho ciliata*) und Fig. 41 (*Sapho orichalcea gloriosa*) auf Taf. 11. Die Glandes beider Arten dürften kaum verschieden sein. Sie besteht aus einem proximalen, in der Verlängerung des Penisstieles gelegenen und einem distalen, um den proximalen ventral-oralwärts umgeklappten Teil.¹⁾ Der proximale Teil ist weiter unten als dorsaler, der distale als ventraler Teil der Glans bezeichnet worden.

Der dorsale Teil der Glans ist auf seiner Ventralseite in der Mitte verdickt und dunkler gefärbt (*ch*). Diese verdickte Stelle, die Chitinverdickung der Glans ist durch zwei schmale, etwas heller gefärbte Chitingräten mit der medianen Verdickung des Penisstieles verbunden; die Chitingräten umschließen lateral den Grenzfleck.

An der Grenze von dorsalem und ventralem Teil der Glans befindet sich, bei Ventralansicht von letzterem verdeckt, ein kleiner dünnhäutiger Lappen (*li*), den ich als *Lamina interna* bezeichne. Außen ist der dorsale Teil der Glans caudalwärts über den Ansatz des ventralen Teiles in einen lappigen oder auch blasigen, dünnhäutigen Fortsatz verlängert, den RATHKE (1832) *Limbus membranousus* genannt hat (*lm*).

Der ventrale Teil der Glans ist vollkommen weichhäutig und trägt an seinem distalen Ende zwei Paare von wurmförmigen Fortsätzen, die ihrer Lage nach als äußere und innere Fäden bezeichnet werden mögen (f_1 , f_2).

Die Unterschiede, welche an allen diesen Teilen beobachtet wurden, sollen hier wegen ihrer hauptsächlich systematischen Bedeutung nicht einzeln der Reihe nach aufgezählt werden; es soll vielmehr versucht werden, jede der DE SELYS'schen Légions nach

1) BACKHOFF (1910) rechnet nur den distalen (umgeklappten) Teil der Glans als solche. Verf. hält eine Begrenzung, wie sie hier angegeben wurde, für natürlicher, da es Formen gibt, denen ein in der angegebenen Weise umgeklappter Teil fehlt (*Lestes*, Taf. 11 Fig. 59).

der Form der Glans und ihrer Teile bei ihren Vertretern zu charakterisieren.

Legion Calopteryx (Taf. 11 Fig. 40—46): Außer *Lais* und *Hetaerina*, die am Schluß beschrieben werden, weichen die Genera nur unwesentlich von der oben gegebenen Beschreibung ab. Die Borsten seitlich am distalen Ende des Penis fehlen bei *Mnais*; sie sind sehr klein bei *Neurobasis* und *Calopteryx*. Bei *Sapho* und *Umma* sind sie lang; *Phaon* und *Vestalis* sind dadurch ausgezeichnet, daß auch weit proximalwärts zahlreiche Borsten lateral von der medianen Verdickung stehen. Der Grenzleck und die Verdickungen der Seitenwände sind immer vorhanden. Die Chitinverdickung der Glans ist meist trapezförmig, bei *Vestalis*, *Neurobasis* und *Calopteryx* caudal median eingeschnitten. Die Form der distalen Fäden ist für die meisten Genera charakteristisch. Bei *Umma* sind die inneren Fäden sehr kurz, seitlich gerichtet und stehen weit auseinander; bei den übrigen sind sie länger. Die inneren Fäden von *Mnais* stehen auf einem besonderen Fortsatz dicht nebeneinander. Bei *Neurobasis* und *Calopteryx*, welche nach der Form der Glans einander zum Verwechseln ähnlich sehen, sind die inneren Fäden ein wenig länger als bei *Umma* und leiten über zu *Sapho*. Bei *Phaon* und *Vestalis* sind die inneren Fäden so lang wie die äußeren, bei *Phaon* relativ kurz und blattförmig, bei *Vestalis* länger. Die äußeren Fäden sind bei *Umma* flach, gedreht, bei *Sapho* proximal ein längeres, distal ein kurzes Stück verdickt; die äußeren Fäden von *Mnais*, *Neurobasis* und *Calopteryx* sind gleichmäßiger, wurmförmig, wie die vorgenannten eigentümlich gedreht oder gewunden. Die äußeren Fäden von *Phaon* sind kurz, ziemlich gerade und dorsal-oralwärts gerichtet, die von *Vestalis* länger, wenig gebogen und an der Basis je mit einem kleinen stachelartigen Fortsatz versehen. Lamina interna und Limbus membranous sind vorhanden, aber uncharakteristisch.

Artunterschiede wurden nur bei *Sapho* festgestellt: Bei *S. bicolor* sind die inneren Fäden relativ länger als bei *S. ciliata* und *S. orichalcea gloriosa*.¹⁾ Bemerkenswert ist die große Übereinstimmung von *Calopteryx* und *Neurobasis*.

Hetaerina (Fig. 46) und *Lais* unterscheiden sich von den übrigen Genera der Legion Calopteryx durch den Besitz von nur einem Paar Fäden. Die Form der Teile ist bei beiden Genera sowohl wie bei den Arten von *Hetaerina* (*macropus*, *rosea*, *sanguinea*) kaum verschieden. Die Borsten am distalen Ende des Penisstieles stehen ähnlich wie bei *Vestalis*, Grenzleck ist vorhanden, die Chitinverdickung trapezförmig, ohne caudalen Einschnitt. Lamina interna und Limbus membranous vorhanden, klein. Die beiden Fäden sind am Grunde flach und breit, verjüngen sich distalwärts und sind am Ende drehrund; sie sind stark gebogen.

Legion Euphaea (Taf. 10 Fig. 18; Taf. 11 Fig. 47): Bei *Baiadera* stehen Börstchen, bei *Euphaea* dagegen nur wenige aber kräftige Stacheln

1) HAGEN bezeichnet (1854) den Penis in der „Legion Calopteryx“ als „membraneux et de forme variable selon les espèces, forme souvent très-distincte, mais difficile à reconnaître sur des exemplaires déséchés“.

seitlich am distalen Ende des Penisstieles. Die Chitinverdickung ist am caudalen Rande median tief gepalten. Am distalen Ende der Glans stehen zwei gleichbreite wurmförmige Fortsätze, die bei *Euphaea* seitlich gerichtet und widderhornartig gestaltet sind, bei *Baiadera* distalwärts nur wenig divergieren und am Ende plattenartig erweitert sind.

Legion *Libellago* (Taf. 11 Fig. 48 u. 49): In dieser Gruppe fehlen die seitlichen Borsten am distalen Ende des Penisstieles. Die Chitinverdickung der Glans ist bei *Libellago* fast rechteckig, bei *Rhinocypha* ist sie am caudalen Ende V-förmig eingeschnitten. Lamina interna, Limbus membranous und Grenzfeld sind wie bisher immer vorhanden (in Fig. 49 bei *Rhinocypha quadrimaculata* nur verdeckt). Die distalen Anhänge sind sogar nach den Species (bei *Rhinocypha*) verschieden ausgebildet. Bei *Rhinocypha quadrimaculata* steht seitlich am distalen Ende der Glans je ein kräftiger, etwas abgeflachter Fortsatz, der distalwärts gegabelt ist; die gabelartigen Fortsätze sind etwas flach, eigentümlich verdreht und am Ende zugespitzt. Bei *Libellago* und *Rhinocypha tincta* sind zwei Paare von Fortsätzen entwickelt; die des inneren Paares sind bei *Libellago* dünn, fadenförmig, oraldistalwärts wenig auseinandergehend, sie inserieren auf der Dorsalseite (Unterseite bei Ventralansicht) des ventralen Teiles der Glans, die äußeren Fäden sind lappig gewulstet, lateral gerichtet, am Ende caudalwärts umgeschlagen.

Legion *Amphipteryx*: Von den wenigen Formen wurde nur *Diphlebia lestoides* untersucht (Taf. 11 Fig. 50). Einzelne Börstchen stehen weit auseinander nahe dem distalen Ende des Penisstieles lateral von der medianen Verdickung. Die Chitinverdickung der Glans ist ähnlich wie bei *Euphaea* eingeschnitten und distal verbreitert. Am distalen Ende der Glans stehen zwei Paare von lappenartigen Fortsätzen, deren innere einfach distalwärts gleichmäßig verschmälert und zugespitzt sind. Die äußeren dagegen sind komplizierter; sie bestehen aus einem schmalen, mehr oraldwärts gelegenen Fortsatz, an dessen Basis ein breiter, gewundener, mit sehr kleinen Erhabenheiten dicht besetzter, distal verjüngter Lappen inseriert.

Legion *Thore* (Taf. 11 Fig. 51 u. 52): Die Borsten am distalen Penisende sind lang und stehen in großer Zahl in 2 langen, weit proximal sich hinziehenden Reihen. Der ovale Grenzfeld weist proximal keine Grenze gegen das Chitin des Penisstieles auf.¹⁾ Die Chitinverdickung ist trapezförmig. Lamina interna ist vorhanden; Limbus membranous immer undeutlich. Am distalen Ende stehen 2 Paare von Fortsätzen; die inneren sind lappenartig, distal verjüngt und etwas abgestumpft, die äußeren inserieren mehr proximal und stellen wurmförmige, caudalwärts gebogene

1) Wie aus den Figuren auf Tafel 11 hervorgeht, ist sogar die Färbung des Penisstieles bei den einzelnen Formen verschieden, und zwar ist er entweder, wie in der allgemeinen Beschreibung steht, gleichmäßig dunkel gefärbt oder median heller und nur zwei laterale, meist gleich breite Streifen sind dunkel. Ich habe nicht mit Sicherheit feststellen können, ob es sich hier um verschiedene Grade der Ausfärbung handelt, und deswegen in der Beschreibung diese Unterschiede nicht berücksichtigt.

Fäden dar. *Cora* und *Thore* sind dadurch unterschieden, daß die inneren Fäden bei *Cora* auf einem gemeinsamen langen und breiten Lappen inserieren und daß die äußeren bedeutend länger und etwas kräftiger sind als bei *Thore*. Im ganzen sind Penis und Glans im Vergleich zur Größe der Tiere bei *Thore* klein zu nennen (cf. Vergrößerungen in der Tafelerklärung). *Cora* erinnert dadurch an *Diphobia*, daß an den äußeren Fäden ganz ähnliche borstige Erhabenheiten stehen wie dort an den äußeren Lappen.

Legion *Pseudostigma* (Taf. 11 Fig. 67—69): Hier tritt zum ersten Male eine starke Abweichung von den bisher beschriebenen Formen auf, indem der distale, umgeschlagene Teil der Glans einen langen, faden-, peitschen- oder mehr lappenartigen Fortsatz darstellt. Dieser Fortsatz wurde sonst nur bei wenigen (nicht-amerikanischen) Formen der Legion Podagrion gefunden und ist zusammen mit der Form der *Hamuli anteriores* ein Charakteristikum der Legion.

Borsten am distalen Ende des Penisstieles wurden nicht gefunden, ebensowenig war eine Chitinverdickung der Seitenwände des Penis sichtbar. Der Grenzfleck fehlt nirgends. Die Chitinverdickung besteht aus einem medianen (bei *Megaloprepus* distal zugespitzten, bei *Mecistogaster modestus* distal abgerundeten kurzen, bei *M. ornatus* zugespitzten, längeren) Stück und zwei lateralen Spangen. Diese letzteren gehen bei *Megaloprepus* allmählich in den Fortsatz über, bei den übrigen sind sie kürzer, bei *Mecistogaster ornatus* kürzer als das mediane Stück. An ihren distalen Enden steht bei *Mecistogaster modestus* eine Gruppe kleiner Börstchen; bei *M. ornatus* steht eine kleine Borstengruppe lateral an der Basis der Lamina interna. Eine Lamina interna wurde nur bei *Mecistogaster modestus* nicht gefunden.

Der unpaare Fortsatz ist bei *Megaloprepus* und *Microstigma* S-förmig gekrümmt, peitschenartig, an der Basis breiter als am distalen Ende, bei *Megaloprepus* proximal mit einer dem Körper zugewandten plattenartigen Erweiterung versehen, die vielleicht dem bisher gefundenen lappenförmigen umgeklappten Teil der Glans entspricht. Bei *Mecistogaster modestus* ist der unpaare Fortsatz lang, fadenartig, nur wenig gekrümmt, am Grunde ist er verdickt und durch zwei laterale Spangen mit dem übrigen Teil der Glans verbunden; diese Spangen sind als Fortsätze der lateralen Spangen der Chitinverdickung der Glans aufzufassen. *Mecistogaster ornatus* ist von *M. modestus* wesentlich verschieden: der unpaare Fortsatz ist kurz, viel dicker und von dem proximalen Teil der Glans nicht abgesetzt; seitlich ist er am distalen Ende etwas zusammengedrückt.

Legion Podagrion (Taf. 11 Fig. 60—66 ev. 53 u. 54): Während in der Legion *Pseudostigma* stark abweichende, aber unter sich ziemlich gleichartige Formen auftraten, ist in der Legion Podagrion ein Gemenge verschiedener Gestalten vereinigt. Nach dem Bau der Glans bilden die amerikanischen *Heteragrion*, *Megapodagrion* und *Philogenia* eine Gruppe für sich, der *Rhipidolestes* und *Wahnesia* von den altweltlichen am nächsten stehen. An letztere schließt sich nicht unbedingt zwingend *Argiolestes icteromelas* an. Der Legion *Pseudostigma* irgendwie näher steht *Podopteryx*, *Chlorolestes* und *Synlestes*, die von DE SELYS zu Podagrion gerechnet,

neuerdings¹⁾ jedoch zu den „*Lestinae*“ gestellt werden, sind auch nach dem Bau der Glans den *Lestes*-Arten ähnlicher und sollen mit diesen gemeinschaftlich beschrieben werden.

Heteragrion, *Megapodagrion* und *Philogenia* (Taf. 11 Fig. 60—62) sind durch das Vorhandensein von 2 faden- oder wurmförmigen Fortsätzen den anderen Podagrion gegenüber charakterisiert. *Philogenia* und *Megapodagrion* besitzen einige Borsten lateral von der medianen Verdickung des Penisstieles. Die Chitinverdickung ist am caudalen Rande mit einem medianen Einschnitt versehen; die dadurch gebildeten Seitenstücke sind bei *Philogenia* schmal und setzen sich in die distalen Fäden fort. Diese sind bei *Philogenia* und *Megapodagrion* ventral-oralwärts umgeschlagen, bei *Heteragrion* inserieren sie an einem ventral-oralwärts umgeschlagenen Lappen, der dem ventralen Teil der Glans bei den Calopterygiden entspricht. *Philogenia* fehlt die Lamina interna; der Limbus membranousus ist stark verlängert.

Rhipidolestes und *Wahnesia* (Taf. 11 Fig. 63, 64) sind durch 2 lappige Fortsätze des distalen Teiles der Glans charakterisiert. Bei *Rhipidolestes* sind diese Fortsätze groß und breit und stehen am Ende eines kurzen ventralwärts umgeklappten Teiles. Die Chitinverdickung hat die Form zweier proximal zusammenhängender Bänder. *Wahnesia* hat nur kurze kleine lappige Fortsätze am Ende eines gut ausgebildeten längeren ventralen Teiles stehen; die Chitinverdickung ist nicht gespalten.

Hier anzuschließen ist zunächst *Argiolestes icteromelas* (Taf. 11 Fig. 65), ferner *Podopteryx roseonotata* (Taf. 11 Fig. 66); beiden gemeinsam ist das Fehlen paariger Anhänge am distalen Ende der Glans. Der ventrale Teil der Glans von *Argiolestes* erinnert in der Form am meisten an *Mecistogaster ornatus*, jedoch finden sich hier allerlei paarige, nur schwache Verdickungen, die bei *Mecistogaster* fehlen. Auch die Form der Chitinverdickung — zwei breite proximal verbundene Spangen — unterscheiden *Argiolestes* von der Pseudostigmagruppe. Diese Unterschiede fehlen nun bei *Podopteryx*. Die Glans läuft distal in einen langen fadenförmigen, proximal wenig verbreiterten und dunkler gefärbten Fortsatz aus, der an dem mir vorliegenden Exemplar nach der linken Seite gebogen war. Die Chitinverdickung ist sehr ähnlich *Megaloprepus*. Die Lamina interna fehlt wie bei *Mecistogaster modestus*. Von der Pseudostigmagruppe unterscheidet sich dieses Genus also nicht durch die Form der Glans, wohl aber durch die der Hamuli anteriores.

Subfamilie *Lestinae* (Taf. 11 Fig. 53—59): Die *Lestinae* sind durch zwei Merkmale der Glans von den übrigen Zygopteren unterscheidbar: es fehlt der Grenzleck (exkl. *Synlestes* und *Lestes fuscus*, bei denen noch eine breite helle Naht zwischen Penisstiel und Glans gelegen ist), und es fehlt ein ventral umgeklappter Teil an der Glans (exkl. *Chlorolestes*).

Die mediane Verdickung des Penisstieles von *Chlorolestes* (Fig. 53) spaltet sich distal in zwei breite Spangen, die als die Chitinverdickung der Glans anzusehen sind. Das Chitin zwischen den Spangen ist weich, ein-

1) Nach einer brieflichen Mitteilung von Rls.

gesenkt. In der Einsenkung liegt median ein ziemlich distal an der Glans befestigter, borstenartiger, am Ende wie die Narben mancher Blüten gabelig gespalten Fortsatz. Distal von der Chitinverdickung befindet sich ein rundlicher Lappen, der dem Limbus membranous entsprechen dürfte.

Bei *Synlestes weyersi* (Fig. 54) ist die Chitinverdickung der Glans von der medianen Verdickung des Penisstieles durch eine breite Naht geschieden. Die Chitinverdickung besteht aus zwei proximal miteinander verbundenen, distal verschmälerten Chitinspangen, die eine aus weichem Chitin gebildete, mediane Furche einschließen, aus der ein eigentümlich gestalteter Fortsatz entspringt. Dieser Fortsatz ist caudal-ventralwärts gerichtet und dem distalen Ende sitzt eine breite aus weichem Chitin bestehende Platte auf. Ich wage nicht, diesen Fortsatz dem ventral umgeklappten Teil der Glans anderer Zygopteren homolog zu setzen; seiner Lage nach würde er der Lamina interna anderer Glandes entsprechen. Lateral von der Chitinverdickung ist die Glans stark lappig erweitert; die Erweiterung ist im oralen Teile etwas dunkel gefärbt. In der distalen Verlängerung der Spangen der Chitinverdickung steht je ein etwa dreieckiger Auswuchs. Die Furche, in der der mediane Fortsatz steht, ist distal verbreitert; sie geht am Ende in einen lappigen Anhang über, der dem Limbus membranous entspricht.

Während die beiden untersuchten Species von *Chlorolestes* denselben Bau der Glans aufweisen, sind die untersuchten *Lestes*-Arten recht verschieden und zerfallen in 3 Gruppen, die als *L. fuscus*-, *L. viridis*- und *L. sponsa*-Gruppe bezeichnet sein mögen. Die *L. sponsa*-Gruppe, welche die Species *L. virens*, *L. barbarus*, *L. sponsa*, *L. dryas* enthält, steht *Chlorolestes* nahe, *L. viridis* nähert sich *Synlestes*, *L. fuscus* steht etwa in der Mitte zwischen den beiden anderen *Lestes*-Gruppen.

An der Glans von *L. sponsa* (Fig. 57 u. 58) fehlt der Grenzfleck. Die mediane Verdickung des Chitins am distalen Ende des Penisstieles spaltet sich wie bei *Chlorolestes* in zwei Spangen, welche als Chitinverdickung der Glans zu betrachten sind. Diese Spangen sind wulstig erhaben und bis zu ihrem Ende gleich breit und divergieren nur wenig. Lateral von der Chitinverdickung ist die Glans nicht blattartig erweitert, das Chitin aber in unregelmäßiger Begrenzung lateral und distal von den Spangen dunkel gefleckt. Die übrigen Teile sind weich und hellgefärbt. Bei Lateralansicht erkennt man zwei seitliche, kurze, flache, proximal breite, distal zugespitzte Anhänge, die den dreieckigen Auswüchsen von *Synlestes* homolog zu setzen sind; vielleicht entsprechen diese Anhänge letzten Resten (oder ersten Anlagen) der paarigen Anhänge an den übrigen Glandes bei Zygopteren. Zwischen diesen Anhängen und der Chitinverdickung der Glans befindet sich ein medianer, an seinem distalen Ende caudal-dorsalwärts umgeklappter Lappen, der proximal eine muldenförmige Vertiefung aufweist. Dieser Lappen entspricht wahrscheinlich dem medianen Fortsatz bei *Synlestes*; seine Lage stimmt mit der der Lamina interna der Glans bei den übrigen Zygopteren überein vorausgesetzt, daß die Homologisierung der paarigen Anhänge richtig ist.

Die Glans von *Lestes virens* habe ich von der von *L. sponsa* nicht

unterscheiden können. Die Glans von *L. dryas* ist größer als die von *L. sponsa*, und der mediane Lappen ist anders gestaltet. *L. barbarus* scheint etwas verschieden zu sein, wurde aber nicht genauer untersucht, da nur juveniles Material vorlag.

Bei *Lestes viridis* (Fig. 56) sind die Spangen der Chitinverdickung proximal schmal, laufen eine Strecke weit etwa parallel und divergieren dann plötzlich stark. Das Chitin lateral von ihnen ist wie bei *Synlestes* lappenartig verbreitert und ähnlich gefärbt. Am distalen Ende der Glans stehen zwei laterale Fortsätze, die denen von *L. sponsa* ähnlich und homolog zu setzen sind. Ein medianer Anhang wurde nicht gefunden.

Während bei den bisher betrachteten *Lestes*-Arten und bei *Synlestes* das distale Ende des Penisstieles auffallend stark abgeplattet ist, ist es bei *L. fuscus* gewölbt (Fig. 55). Die Spangen der Chitinverdickung sind distal verschmälert; sie laufen parallel und sind miteinander und mit der medianen Verdickung des Penisstieles nur durch weiches Chitin verbunden. Die Form der Glans ist weniger abgerundet als bei *Lestes sponsa*, proximal und distal seitlich rechtwinklig vorgezogen. Paarige Anhänge wurden nicht gefunden; dem unpaaren von *Lestes sponsa* entspricht ein Lappen, der distal zwar in zwei seitlich gerichtete Fortsätze ausläuft. Das Vorhandensein dieser Fortsätze erschwert so sehr die Homologisierung der Teile; denn hätte man *Chlorolestes* und *Lestes fuscus* allein, so würde man die distal mit paarigen Fortsätzen versehenen Anhänge beider Formen mit den betreffenden Anhängen von *Euphaea*, *Heteragrion* usw. homolog setzen können. Die paarigen Anhänge bei *Lestes sponsa* haben mit denen von *L. fuscus* aber nichts zu tun; denn die letzteren entsprechen nach Lage und sonstiger Form dem medianen unpaaren Lappen von *Lestes sponsa*.

Legion *Platycnemis*. 3 Formen, jede aus einem anderen Genus, wurden untersucht. Auch hier große Mannigfaltigkeit wie vorher in Legion *Podagrion* und nachher bei Legion *Protoneura* und *Agriion*. *Platycnemis* erinnert nach der Form der Glans an *Heteragrion*; ein ventral umgeklappter Teil ist vorhanden, an dessen distalem Ende lateral je ein kurzer fadenförmiger Fortsatz befestigt ist. Der Grenzfleck ist deutlich, die Chitinverdickung trapezförmig, der caudale Rand median schwach eingebuchtet (Taf. 11 Fig. 81). *Calicnemis* (Taf. 11 Fig. 82) erinnert an *Megapodagrion*, die paarigen Fäden sind jedoch etwas dünner. *Idiocnemis* hat einen ventral umgeklappten Teil, an dessen distalem Ende 2 lappige Fortsätze stehen, ähnlich wie bei *Rhipidolestes* oder gewissen *Enallagma*-Arten.

Legion *Protoneura* (Taf. 10 Fig. 37—39; Taf. 11 Fig. 83 u. 84): Allen gemeinsam ist ein ventral umgeklappter Teil der Glans mit Anhängen. Der Grenzfleck ist proximal häufig nicht begrenzt. Die Chitinverdickung der Glans trapezförmig, nur bei *Palaemnema* mit tieferem medianem Einschnitt am caudalen Rande. Nach den Unterschieden in der Zahl der Anhänge am distalen Ende der Glans sind 3 Gruppen unterscheidbar: 1. Bei *Palaemnema* als Vertreterin der amerikanischen Formen ist nur ein Paar von Anhängen vorhanden. 2. Bei *Selysionneura* findet sich außer einem Paar lateraler wurmförmiger, mit einer lappenartigen Erweiterung versehener Anhänge ein medianer, kürzerer, flacher Fortsatz der Glans, so daß also im ganzen 3 Anhänge vorhanden sind,

was bei keinem anderen *Zygopter* beobachtet wurde. 3. Bei *Nosostieta*, *Disparoneura* und *Caconeura* sind 4 Anhänge, in zwei Paaren entwickelt, die alle spitz zulaufen und dünn und fadenförmig (*Nosostieta*) oder abgeflacht erscheinen können (*Disparoneura* sp. [Madura, S.-Indien]). Die äußeren Anhänge inserieren mehr proximal und sind selten lateral (*Disparoneura* sp. [Madura]), meist oral-dorsalwärts gerichtet.

Legion *Agrion* (Taf. 11 Fig. 70—80): Hier kommen gelegentlich noch einmal Borsten am distalen Ende des Penisstieles vor (*Ischnura* [Fig. 71], *Agrion lindeni* [Fig. 76]). Die lateralen Verdickungen am distalen Ende des Penisstieles sind außergewöhnlich groß bei *Pyrrhosoma tenellum* (Fig. 79). Der Grenzfleck wurde nur selten proximal nicht begrenzt gefunden; eine distale Begrenzung fehlt bei den *Agrion*-Arten (ob *A. mercuriale* [Fig. 73]?). Die Spangen der Chitinverdickung der Glans sind dann proximal durch größere Breite von den Verbindungsgräten lateral vom Grenzfleck unterschieden. Zwischen den Spangen stehen bei *Enallagma cyathigerum* 2 ganz kleine, kaum sichtbare, dunkel gefärbte Börstchen (Fig. 72). Die Form der Chitinverdickung ist etwas verschieden (cf. Fig. 70, 75, 77, 78). Die größten Unterschiede bestehen wie bisher in der Form und Zahl der Anhänge am distalen Ende. Bei *Argia* sp. (Peru) stehen distal an dem nur kurzen ventralen Teil der Glans dicht nebeneinander zwei lange, gebogene wurmförmige Fortsätze; mehr proximal inserieren sehr kurze, konische lateral gerichtete Fortsätze, so daß im ganzen 4 Fortsätze vorhanden sind. Bei *Ischnura* (die untersuchten Arten zeigten keine Verschiedenheiten) finden sich am distalen Ende ähnliche Anhänge wie bei *Argia*; der ventral umgeklappte Teil ist noch kürzer; proximal stehen dort, wo bei *Argia* die konischen Anhänge inserieren, nur 2 dunkel gefärbte Borsten. Diesen entsprechen vielleicht die zwischen die Spangen der Chitinverdickung gerückten Börstchen bei *Enallagma* (s. o.) (Fig. 72). Bei diesem Genus ist der ventral umgeklappte Teil größer; an seinem distalen Ende sitzen kurze, zugespitzte flache Erweiterungen. *Erythromma (naias)* [Fig. 77] und *viridulum*) sowie *Agrion lindeni* (Fig. 76) sind durch 1 Paar mächtiger lappenartiger Fortsätze am distalen Ende der Glans ausgezeichnet, welche bei *Erythromma* je spitz zulaufen und außen gerundet sind, bei *Agrion lindeni* dagegen je flach abgestutzt erscheinen. Die übrigen untersuchten *Agrion*-Species sind durch den Besitz nicht lappiger, sondern fadenförmiger Fortsätze *Agrion lindeni* gegenüber charakterisiert. Diese Fäden sind kürzer (die meisten) oder länger (*A. mercuriale*) (Fig. 73) und stehen auf einem längeren (die meisten) oder kurzen ventral-umgeklappten Stück der Glans. Dieser Teil kann lateral etwas vorgezogen sein (*A. puella* [Fig. 75], *A. pulchellum*) oder ist an der betreffenden Stelle abgerundet (*A. lunulatum*, *A. hastulatum* [Fig. 74]): eine schwache laterale Erweiterung findet sich auch bei *A. mercuriale*. Die beiden *Pyrrhosoma*-Arten sind nach der Form der Glans sehr verschieden voneinander. *P. nymphula* (Fig. 78) ist durch einen riesigen Limbus membranous charakterisiert; am distalen Ende der Glans sind zwei schwache lappige Erweiterungen vorhanden, mehr proximal finden sich zwei ebensolche. Bei *Pyrrhosoma tenellum* ist von alledem nichts zu sehen; die Glans läuft in einen breiten, zugespitzten Lappen aus (Fig. 79). Von den übrigen untersuchten Arten wurde noch die Glans von *Agrion-*

enemis femina (Fig. 80) abgebildet, die sich wenig von der von *Erythromma najas* unterscheidet; wesentlich von den abgebildeten verschiedene Formen wurden nicht beobachtet.

Ligula der Anisopteren. Im Vergleich mit dem Zygopterenpenis, hat die Ligula der Anisopteren eine viel gedrungene Gestalt und unterscheidet sich wesentlich durch das Fehlen einer weichhäutigen Partie (Glans) am distalen Ende. Die verschiedenen Formen, welche vorkommen, lassen sich zunächst nach dem Vorhandensein, dann nach der Länge des Längskieles gruppieren; weiterhin bestehen Unterschiede im Verlauf des distalen Randes und in der Länge des ganzen Gebildes. Die Ligula ist (nur bei den Libellulinen ganz schwach) mit ihrem distalen Teile caudal-dorsalwärts umgeschlagen; im folgenden ist von einer konkaven (inneren) und einer konvexen (äußeren) Seite sowie von der Umbiegungsstelle die Rede. Die konkave Seite ist in der Regel nur an ihrem distalen und den lateralen Rändern verdickt und dunkler gefärbt; die lateralen Ränder sind mit den Spangen des Processus furculiformis fest verbunden; die Mitte ist hell und weich und geht kontinuierlich in das zwischen den beiden Spangen des Processus furculiformis gelegene helle Chitin über. Die konvexe Seite ist vollkommen hart und dunkel.

Textfig. Q.

Ligula von *Phenes raptor* RAMB., Ventralansicht. 12:1.
d distales Ende. k Längskiel.



Bei den Petalurinen ist der distal von der Umbiegung gelegene Teil sehr lang (Taf. 9 Fig. 3), am Ende abgerundet (*Phenes*) (Textfig. Q) oder sehr schwach eingekerbt. Der Längskiel spaltet sich distal in 2 Kiele, die bei *Tachopteryx* sehr kurz und nur angedeutet, bei *Phenes* kräftig entwickelt sind und das distale Ende der Ligula erreichen. Proximal ist der Längskiel bei *Phenes* abgeplattet (Textfig. Q).

Der Ligula der Petalurinen am ähnlichsten ist die der Cordulegasterinen. Sie unterscheidet sich durch eine tiefe und breite Einbuchtung des distalen Randes (Taf. 9 Fig. 6). Der Längskiel reicht ebensoweit wie bei den Petalurinen, ist aber am Ende nicht gespalten. Proximal ist er etwas abgeplattet.

Von der Petalurinenform der Ligula ist die Aeschninenform abzuleiten, welche durch starke Verkürzung des distal von der Um-

biegung gelegenen Teiles charakterisiert ist. Der Längskiel reicht bis zur Umbiegungsstelle, ist hier stark erhöht und geht an der höchsten Stelle in zwei distal verlaufende divergierende Leisten über, die allmählich schwächer werden. Der distale Rand der Ligula verläuft bei den meisten Aeschninen gerade; bei *Phyllopetalia* und *Jagoria* fand ich ihn 2mal eingebuchtet (Taf. 9 Fig. 4). Durch größere Länge und geringere Breite zeichnet sich die Ligula von *Telephlebia* aus.

Bei der Ligula von *Chlorogomphus* kann man nicht mehr von einem Längskiel sprechen. Hier verläuft eine breite ringsum scharf abgesetzte Längsrinne über die Ligula (Taf. 9 Fig. 5). Diese Form ließe sich vielleicht von der von *Phenes* ableiten, indem die Spaltung des Längskieles bis an den abgeplatteten Teil des Kieles proximalwärts gerückt wäre, wodurch der Kiel eigentlich verschwinden würde und ein zweikonturiger Streif an seine Stelle träte. Dieser brauchte sich dann nur noch einzusenken, wodurch die Form von *Chlorogomphus* herauskäme. Das distale Ende der Ligula von *Chlorogomphus* ist 2lappig und besteht aus ziemlich dünnem Chitin.

Die Ligula der Gomphinen ist verschiedengestaltig. Ein Längskiel wurde nie beobachtet. Bei *Ictinus* ist auch die konkave Seite vollständig fest chitiniert und dunkel gefärbt, und das dunkle Chitin setzt sich caudalwärts bis über die kurzen Spangen des Processus furculiformis fort. Der distal von der Umbiegung gelegene Teil ist sehr kurz, der proximale lang, wenig ausgehöhlt. Bei den übrigen Gomphinen ist der distale Teil länger und breiter, sein caudaler Rand mannigfaltig eingebuchtet oder vorgezogen (cf. HAGEN, 1858, tab. 2 i; tab. 4 1, j; tab. 9 6 f; tab. 9 7 f usw.)

Auch die Ligula der Cordulinen ist sehr verschieden gestaltet; ein Längskiel wurde auch hier nicht gefunden. Der distal von der Umbiegung gelegene Teil ist länger bei *Oxygastra* (Taf. 9 Fig. 7), am Ende abgestutzt. Kürzer ist er bei den meisten übrigen. Bei *Didymops*, *Cordulia* (cf. KOLBE, 1893, p. 328 fig. 241 hm), *Somatochlora* usw. ist die Ligula flach, gleichbreit, distal gerade abgestutzt. Bei *Cordulephya* ist die Ligula am Ende ebenfalls gerade abgestutzt, aber verbreitert. Die Ligula von *Synthemis* ist am distalen Ende zugespitzt. Bei *Gomphomacromia* und *Aeschnosoma* ist sie distalwärts verbreitert und abgerundet.

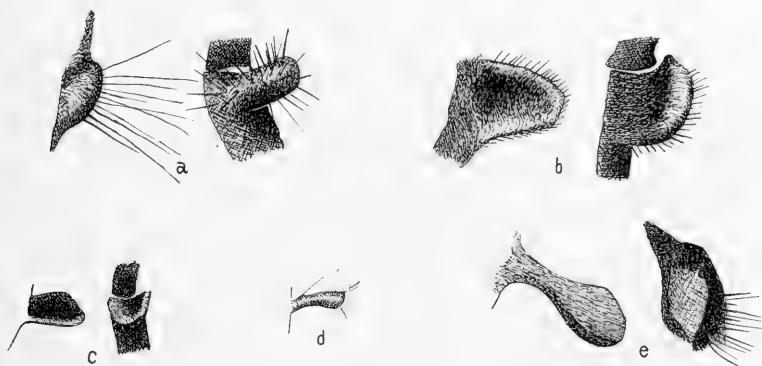
Bei den Libellulinen ist eine Umbiegung des distalen Teiles höchstens noch angedeutet. Irgendwelche Unterschiede gegen die

im allgemeinen Teil beschriebene Form von *Sympetrum* wurden nicht gefunden.

Nach der Ähnlichkeit mit dem Zygoterenpenis ist die mit einem Längskiel versehene und distal weit über die Umbiegung verlängerte Ligula als primitiv anzusehen; das Fehlen des Längskiels und die Reduktion des umgebogenen Teiles sind sekundäre Erscheinungen. Über gemeinsame Merkmale des Zygoterenpenis und der primitiven Ligula ist schon im allgemeinen Teil diskutiert worden, worauf an dieser Stelle hingewiesen sei.

g) Hamuli posteriores.

Die Hamuli posteriores sind wie die Hamuli anteriores paarig entwickelt; sie inserieren je an den oralen Enden der seitlichen Stücke des Hinterrahmens und stellen mit Chitin bedeckte Auswüchse der Hypodermis der letzteren dar.



Textfig. R.

Hamuli posteriores der rechten Seite von Zygopteren, links bei Lateral-, rechts bei Ventralansicht. 36:1.

a *Diphlebia lestoides* SELYS. b *Rhinocypha quadrimaculata* SELYS. c *Heteragrion erythrogastrum* SELYS. d *Disparoneura* sp. (Madura, S.-Indien) (nur lateral). e *Chlorolestes longicauda* BURM.

Bei den Zygopteren sind 2 Hauptformen zu unterscheiden, die als Blatt- und Zapfentypen bezeichnet werden können. Blattförmige Hamuli posteriores kommen den meisten Calopterygiden und den *Lestinae* zu, der Zapfentypus ist bei den *Agrioninae* vertreten. Allgemein sind die Hamuli posteriores bei Zygopteren viel kürzer als bei Anisopteren.

Die nach dem Blatttypus gebauten Hamuli posteriores sind in der Form etwas verschieden. Bei *Euphaea* (Taf. 10 Fig. 18 *hp*) und *Heteragrion* (Textfig. Re) sowie bei einigen *Lestinae* sind die Hamuli gedreht, bei *Rhinocypha* (Textfig. Rb) sind sie flach, distal aberundet und stehen mit ihrer flachen Seite in der Längsrichtung des Körpers, bei *Calopteryx* und *Synlestes* sind sie flach, aber länger und zugespitzt und stehen quer. Zwischen diesen Formen kommen alle möglichen Übergänge vor. Die Hamuli von *Synlestes* und *Chlorolestes* sowie von einigen *Lestes*-Arten zeichnen sich durch besondere Länge aus.

Durch das Fehlen von Borsten sind die Hamuli posteriores von *Euphaea*, *Heteragrion* und der *Lestinae* charakterisiert. Bei den *Lestinae* stehen einige Borsten caudalwärts auf den lateralen Schenkeln des Hinterrahmens (Textfig. Re Ventralansicht, Textfig. Ne).

Der Zapfentypus tritt in 2 Formen auf. Bei der einen, häufigeren, haben die Hamuli posteriores die Form eines vorstehenden, besonders am distalen Ende beborsteten oder behaarten Zapfens. Die Farbe ist hell (Taf. 9 Fig. 11 *hp*) oder dunkel (Taf. 10 Fig. 17 *hp*). Selten sind solche Hamuli lang und dünn (Textfig. Rd). Die andere Form ist dadurch gekennzeichnet, daß der Zapfen sehr kurz ist und nur als eine schwache behaarte Vorwölbung in Erscheinung tritt. Diese Form fand ich bei *Agrion lindenii* (nicht den übrigen *Agrion*-Arten [Taf. 10 Fig. 17]), ferner bei *Pseudagrion praeclatatum* und bei der einzigen dem Zapfentypus angehörigen Calopterygide: *Diplhebia lestoides* (Textfig. Ra).

Bei den Anisopteren sind 2 Hauptformen zu unterscheiden, eine unverzweigte einfache und eine zweiästige oder in noch anderer Weise differenzierte Form. Die 1. tritt bei den Aeschniden und einigen Libelluliden auf; die 2. fand ich bloß bei Libelluliden.¹⁾

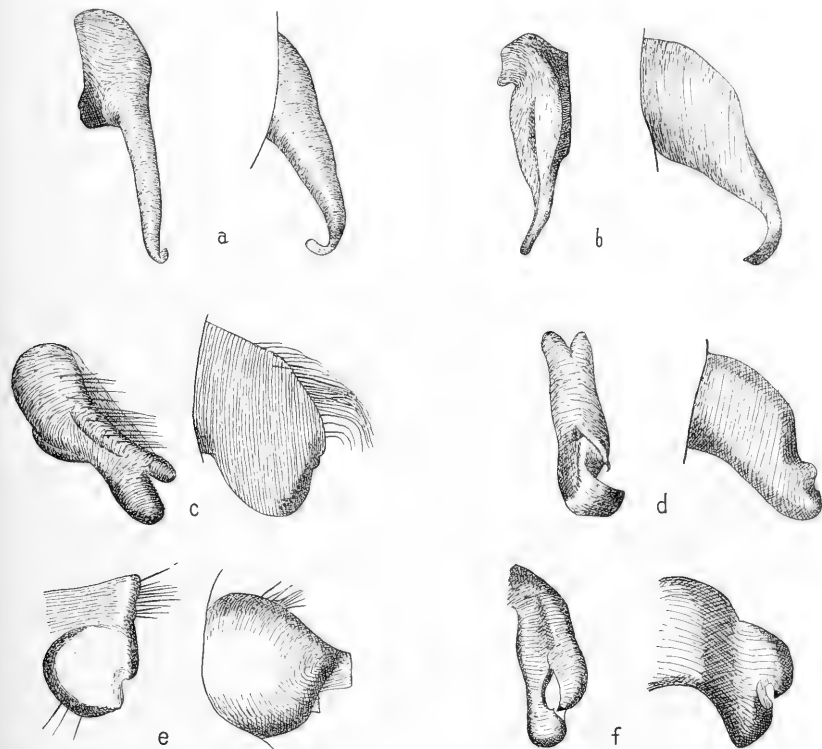
Die Hamuli posteriores der *Aeschninae* (inkl. *Phyllopetalia apicalis*¹⁾) sind relativ kurz; mit ihrem distalen Ende sind sie oralmesalwärts gerichtet (Taf. 9 Fig. 4). Sie tragen einige Borsten oder Haare und Zähnnchen. Hinsichtlich der Form bestehen kleine Unterschiede, die jedoch nicht genauer untersucht wurden.

Bei den übrigen Subfamilien der Aeschniden sind die Hamuli posteriores länger und caudalwärts gerichtet. Bei den Cordulegasterinen sind sie sehr dünn, besonders distalwärts, bei den Petalurinen etwas kräftiger und mit Längskanten versehen. Die Hamuli posteriores von *Chlorogomphus* sind proximal etwas angeschwollen

1) Bei der Durchsicht der Tafeln in der „Monographie des Gomphines“ von DE SELYS u. HAGEN (1858) fand ich auf tab. 13, 2, k, h_2 bei *Hagenius brevistylus* (Gomphine) zweiästige Hamuli posteriores, bei denen jedoch im Gegensatz zu den Libelluliden der Außenast hakig entwickelt ist. Zweiästige Hamuli posteriores scheinen sonderbarerweise auch bei *Petalia punctata* (tab. 18, 8, h_2) vorzuliegen.

(Taf. 9 Fig. 5 *hp*), distal drehrund, etwas einwärts gebogen und zugespitzt.

Bei den Gomphinen sind die Hamuli posteriores verschieden gestaltet, manchmal zugespitzt und dann oft hakig umgebogen, oder stumpf oder gleichbreit und am distalen Ende innen weichhäutig (*Ictinus*). Zweiästige Hamuli posteriores von Gomphinen habe ich nicht gesehen (vgl. Anm. 1 auf voriger Seite).



Textfig. S.

Hamuli posteriores der rechten Körperseite von Cordulinen, links bei Ventral-, rechts bei Lateralansicht von außen.

a *Didymops transversa* SAY, 24:1. b *Hemicordulia australiae* RAMB., 21:1.
c *Gomphomacromia paradoxa* BRAUER, 32:1. d *Synthemis virgula* SELYS, 24:1.
e *Aeschnosoma forcipula* SELYS, 32:1. f *Cordulephya pygmaea* SELYS, 45:1.

Da die Verschiedenheit in der Form der Hamuli posteriores bei den Cordulinen weniger bekannt zu sein scheint, werden eine Reihe von Formen abgebildet (Textfig. S). Einästige, also unver-

zweigige Hamuli besitzen *Didymops*, *Macromia* und *Phyllomacromia*, sowie *Cordulia*, *Somatochlora*, *Hemicordulia*, *Epithea*. Die Form ist verschieden bei den Genera, vielleicht auch bei den Arten. *Didymops* hat drehrunde, *Macromia* seitlich abgeplattete Hamuli; ziemlich flach sind auch die Hamuli von *Cordulia* und den Verwandten dieses Genus. Allgemein scheinen auch die Hamuli am distalen Ende ein wenig umgebogen zu sein. Die Hamuli posteriores der übrigen untersuchten Cordulinen gehören zu der zweiästigen Hauptform. Bei *Synthemis* und *Gomphomacromia* scheinen die beiden Äste in Bildung begriffen; bei *Oxygastra* (Taf. 9 Fig. 7) und *Cordulephya* sind sie deutlich entwickelt. *Aeschnosoma* besitzt nur schwach distal eingeschnittene Hamuli posteriores.

Unter den Libellulinen sind Hamuli posteriores der unverzweigten Hauptform bei *Tetrathemis*, *Macrothemis*, der *Tramea*-Gruppe (X R1s) usw. zu finden. Die Mehrzahl besitzt zweiästige oder auch plattenförmige Hamuli. Bei den zweiästigen Formen ist der Innenast, wohl niemals der Außenast (s. o. Anm.), hakig entwickelt. Das Chitin zwischen beiden Ästen ist vielfach weich und hell gefärbt. Über die mannigfaltigen Formen, die oft bei Arten einer Gattung recht verschieden sind¹⁾, vergleiche man die Abbildungen und Beschreibungen von R1s 1909—1914.

3. Der Anhang des 3. Abdominalsternits.

1) Samenkapsel bei Zygopteren.

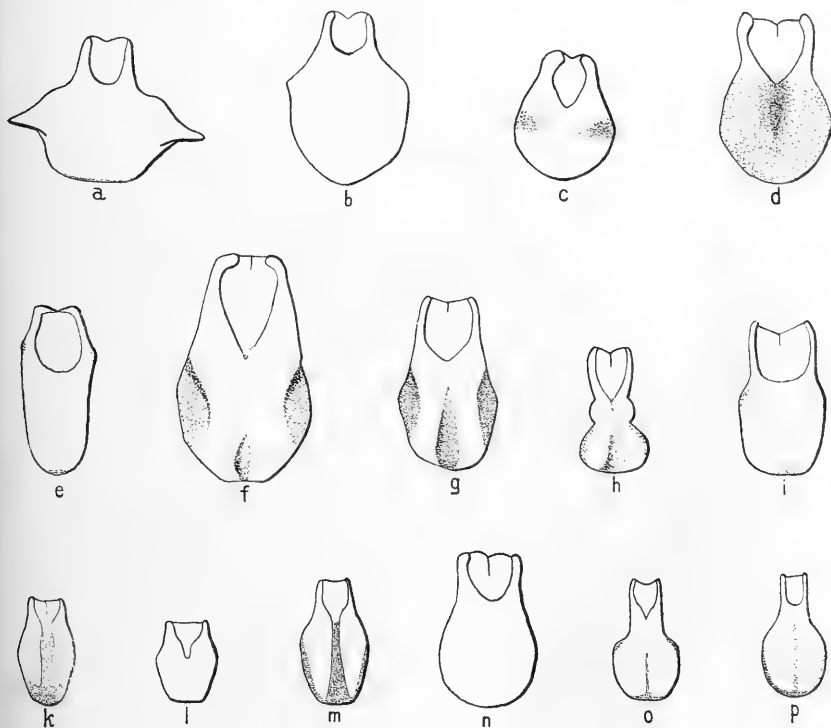
Die übereinstimmenden Merkmale der Samenkapsel sind im allgemeinen Teil, S. 109 f., angegeben. Die Unterschiede betreffen die äußere Form und verschiedene Chitinisierung der Ventralseite.

Bei den Calopterygiden ist im allgemeinen der Halsteil beträchtlich kleiner und schmaler als der Bauchteil; Ausnahme z. B. *Diphlebia lestoides* (Textfig. Td). Auffällige Unterschiede treten innerhalb der Gattung *Euphaea* auf²⁾, indem bei einem Teil der Arten die Samenkapsel seitlich in 2 Spitzen ausläuft (Textfig. Ta), bei einem anderen Teil seitlich abgerundet ist (Textfig. Tb). Bei *Rhinocypha* (Textfig. Tc) sind die Seitenränder des Halsteiles besonders breit. Sonst sind die Formunterschiede gering. Nicht viel bedeutender sind die Verschiedenheiten der Chitinisierung. Nur bei *Diphlebia* (Textfig. Td) und *Rhinocypha* wurden hellere Stellen auf der Ventralseite beobachtet.

1) cf. R1s, 1909, fig. 37 u. 38, Hamuli posteriores von *Sympetrum*-Arten in Ventral- und Lateralansicht.

2) cf. SELYS LONGCHAMPS, Synopsis des Caloptérygines 1853/54 p. 51 f.

Die Samenkapsel der Agrioniden ist durch annähernd gleiche Breite des Hals- und Bauchteiles ausgezeichnet. Bedeutende Formunterschiede wurden bei *Mecistogaster* (Textfig. T h, i) gefunden: bei *M. modestus* ist die Samenkapsel 2mal eingeschnürt; diese Einschnürungen fehlen bei *M. ornatus*. Die aus weichem Chitin bestehende Partie am Halsteile ist auf der Ventralseite bei *M. ornatus* proximal abgerundet, bei *M. modestus* proximal verlängert und läuft spitz zu. Bei *Lestes*-Arten ist die Samenkapsel oft sehr groß; so beträgt bei *L. sponsa* die Länge des Bauchteiles das Doppelte von der des Halsteiles (Textfig. Te). Bei den *Agrion*-Arten (Taf. 9 Fig. 1) und einigen Verwandten sind Bauch- und Halsteil ungefähr gleichlang. Nur bei wenigen ist der Bauchteil bedeutend breiter



Textfig. T.

Samenkapseln von Zygopteren bei Ventralansicht. 18:1.

a *Euphaea lara* KRÜG. b *Euphaea formosa* SELYS. c *Rhinocypha quadrimaculata* SELYS. d *Diphlebia lestoides* SELYS. e *Lestes sponsa* HANSEMANN. f *Megaloprepus caeruleatus* DRURY. g *Microstigma lunatum* SELYS. h *Mecistogaster modestus* SELYS. i *Mecistogaster ornatus* RAMB. k *Ischnura pumilio* CHARP. l *Ischnura elegans* VANDERL. m *Enallagma cyathigerum* CHARP. n *Erythronna naidas* HANSEMANN. o *Pyrhosoma nymphula* SULZER. p *Pyrhosoma tenellum* DE VILLERS.

Hellere Stellen im Präparat sind durch Punktierung wiedergegeben.

als der Halsteil z. B. *Heteragrion*, *Argiolestes*, *Pyrrhosoma*-Arten (Textfig. T o, p), Formunterschiede entstehen noch dadurch, daß die größte Breite mehr proximal oder distal gelegen ist.

Bei vielen Agrioniden weist nicht nur der Halsteil, sondern auch der Bauchteil mit weichem, hellgefärbtem Chitin bedeckte Stellen auf. So ist die Samenkapsel von *Enallagma*- und *Ischnura*-Arten durch einen hellen Längsstreif charakterisiert, der median über die Ventralseite läuft (Textfig. T k, m). Dieser Längsstreif ist bei *Ischnura pumilio* und *Enallagma cyathigerum* rinnenartig vertieft und steht mit der hellen Stelle am Halsteile in Verbindung; bei den *Pyrrhosoma*-Arten liegt dunkles Chitin dazwischen (Textfig. T o, p). Auch bei *Agrion puella* und *A. pulchellum* (Taf. 9 Fig. 1) wurde ein heller medianer Längsstreif gefunden, der seitlich ziemlich scharf begrenzt ist.

2) Anisopteren-Penis.

Der Anisopterenpenis besteht aus 3 Gliedern, der proximalen Penisschale, einem 2., mit einem Haken versehenen Gliede und einem 3., welches an seinem distalen Ende die Glans trägt. Über den inneren Bau und sonstige Termini vergleiche man den allgemeinen Teil (S. 102 f. u. 106). Unterschiede der äußeren Form treten bei den einzelnen Gruppen an fast allen Stücken des Penis auf.

Nach der Art der Höcker auf der Ventralseite der Penisschale können 4 Haupt- oder Grundformen unterschieden werden. Diese Höcker liegen immer im distalen Teil der Penisschale und umschließen eine Vertiefung, in der die Glans in der Ruhelage sich befindet.

Bei *Phyllopetalia* sind zwei blattartige Höcker entwickelt, welche hauptsächlich lateral von der Vertiefung für die Glans stehen. Bei *Jagoria* sind die Höcker ähnlich, jedoch kleiner und liegen mehr proximal und median, dicht beieinander. Bei den übrigen untersuchten Aeschninen ist die Vertiefung gering (Taf. 10 Fig. 23), ihr Rand schwach wulstig.

Die Penisschale der Petalurinen, Cordulegasterinen und Chlorogomphinen weist nur eine schwache Vertiefung auf, welche nicht lateral, sondern nur proximal zwei dicht nebeneinander stehende, dicke Höcker trägt (Taf. 10 Fig. 19—22). Diese Höcker sind bei den einzelnen Genera verschieden, bei *Tuchopteryx* sind sie lang und weiter auseinander gerückt, bei den übrigen untersuchten kürzer; *Cordulegaster* hat wulstige, median nur durch eine kleine Kerbe voneinander geschiedene Höcker; bei *Chlorogomphus* sind die Höcker distal flach abgestutzt und durch eine breite, wenig tiefe Rinne voneinander getrennt. Bei den Gomphinen treten die beiden Höcker dicht zusammen und verschmelzen mehr oder weniger miteinander. Sie nehmen die verschiedensten Formen an, wie aus den Abbildungen HAGEN's in der „Monographie des Gomphines“ (1858) hervorgeht.

Bei den Libelluliden stehen die beiden Höcker lateral an der Penisschale oder fehlen vollständig. Gut ausgebildet sind sie bei einigen Cordulinen z. B. *Somatochlora*, *Epitlaca*, *Aeschnosoma* (Taf. 10 Fig. 30);

sie fehlen bei *Synthemis* und *Didymops* (Fig. 25 u. 27). Unter den Libellulinen fand ich sehr kleine Höcker noch z. B. bei *Pantala flavescens*.

Eine Beborstung der Penissschale habe ich bei Aeschniden nicht festgestellt, wohl aber bei vielen Libelluliden. Bei den Cordulinen stehen die Borsten in der Regel in einem medianen Komplex. Sehr kräftige, lange Borsten finden sich bei *Gomphomacromia* auf einem besonderen medianen, proximal von den lateralen Höckern gelegenen Fortsatz (Taf. 10 Fig. 24).¹⁾ Bei den Libelluliden stehen die Borsten in zwei Komplexen, entweder in einer Gruppe auf den kleinen lateralen Höckern wie bei *Pantala*, oder in schräg gestellten, proximal genäherten Reihen (z. B. *Tholymis*, *Neurothemis*), vielfach, z. B. bei *Agrionoptera*, *Diastatops*, stehen mehrere Borsten nebeneinander in Querreihen.

Außer dem regelmäßig vorkommenden breiten Querstreifen hellen Chitins auf der Ventralseite der Penissschale wurde ein mit dem Querstreif verbundener, medianer Längsstreif bei vielen Libellulinen beobachtet (z. B. *Nannophya*, *Diastatops*, *Tholymis*, *Pantala*; vgl. außerdem GODDARD [1896] tab. 14 fig. 2, 6).

Am zweiten Penisgliede sind Unterschiede vorhanden in der Länge und Biegung desselben, sowie in der Ausbildung des dorsal gelegenen Hakens. Die Länge wechselt sehr innerhalb der einzelnen Gruppen. Bei den Aeschninen außer der Petaliagruppe (cf. HAGEN [1858] tab. 18, 8, n. 1) und bei einigen Gomphinen ist das 2. Glied ziemlich kurz; auffallend lang ist es bei *Ietinus* und Verwandten (cf. HAGEN [1858], tab. 13, 1, j. p; tab. 14, 5 l; tab. 15, 3 h; tab. 16, 1 k) und unter den Libelluliden bei *Aeschnosoma* (Taf. 10 Fig. 30), *Neurothemis* usw. Etwa in der Mitte ist das 2. Glied bei der Mehrzahl der Aeschniden mit seinem distalen Teil stark ventralwärts umgebogen (Taf. 10 Fig. 19—23), nur bei Gomphinen ist die Biegung oft sehr schwach, ebenso bei den Libelluliden. Die Cordulinen leiten von den Aeschniden zu den Libellulinen über, indem bei einigen (*Gomphomacromia*, *Synthemis*, *Aeschnosoma*) das 2. Glied stark gebogen, bei anderen nur schwach (*Oxygastra*, *Cordulephya*, *Cordulia* und Verwandte, *Didymops*) gekrümmt ist. Der Haken im distalen Teil des 2. Gliedes fehlt bei einigen Gomphinen z. B. *Onychogomphus*. Seine Lage ist bei einzelnen Genera verschieden; bald liegt er nahe am distalen Ende des Gliedes, bald fast in der Mitte. Ebenso wechselt seine Richtung: bei einigen Formen steht der distale Teil weit ab, bei anderen liegt er dem Gliede an (vgl. Taf. 10 Fig. 19—23, 32, 34—36). Bei *Chlorogomphus* (Fig. 21) stehen im Niveau des Hakens an der Ventralseite des 2. Gliedes 2 schwache Höcker.

Das 2. Penisglied entspricht in seiner Länge bei Aeschninen, Gomphinen und *Tachopteryx* dem proximalen zylindrischen Teile des 3. Gliedes. Bei *Chlorogomphus*, *Phenes*, den Cordulegasterinen und Cordulinen, sowie vielen Libellulinen ist der letztere Teil wesentlich kürzer (vgl. Taf. 10 und HAGEN [1858], tab.). Bei Aeschninen (Fig. 23) und *Tachopteryx* (Fig. 19) wurde eine Schrägstreifung des basalen Teiles des 3. Gliedes

1) cf. auch TILLYARD, 1910, tab. 7 fig. 24. *Synthemis eustalacta* und Text p. 333.

festgestellt, die bei Cordulegasterinen, Chlorogomphinen und Libelluliden nirgends gefunden wurde.

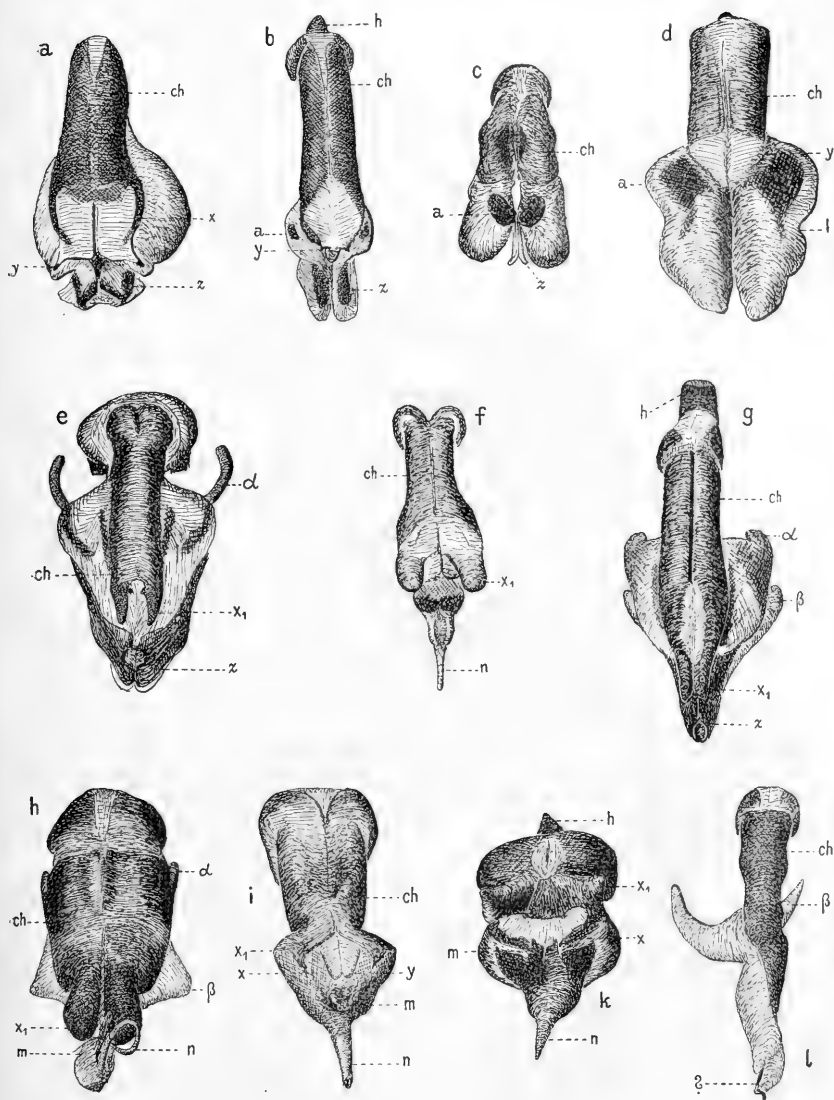
Die Glans des Anisopterenpenis, welche bisher genauer nur von GODDARD (1896) an amerikanischen Libellulinen untersucht wurde, besitzt so viele und so verschiedene Verdickungen und Anhänge, daß eine sichere Homologisierung derselben noch nicht gegeben werden kann. Gemeinsam ist den an Querschnitten untersuchten Glandes der Libelluliden (*Cordulia*, *Libellula*, *Sympetrum*) und von *Gomphus*, daß sich eine Öffnung des Peniskanals an ihrem distalen Ende befindet. Bei den Aeschninen, vermutlich auch bei *Tachopteryx* und vielleicht noch in anderen Gruppen ist das 3. Penisglied rinnenartig vertieft, wie dies zur Genüge im allgemeinen Teil bei *Aeschna* auseinandergesetzt ist.

An Total-(Macerations-)präparaten, sogar an künstlich durch Druck auf die Penisschale auseinandergepreßten Glandes von *Sympetrum*-Arten habe ich nie mit Sicherheit eine Öffnung am distalen Ende erkennen können. Den Angaben RATHKE'S (1832) in dieser Hinsicht bin ich wenig geneigt besonderen Wert beizulegen, da er die hier wohl allein mit Gewißheit zum Ziele führende Schnittserienmethode nicht kannte.

Die Glans der Anisopteren gehört zum 3. Penisgliede, da sie mit dessen proximalem Teil fest verwachsen ist.¹⁾ Auf ihrer Ventralseite²⁾ ist das harte und dunkle Chitin des proximalen Teiles in Gestalt eines medianen breiten Chitinbandes (*ch*) verlängert. Dieses Band ist bei Aeschninen sehr kurz und distal gerade abgestutzt (Textfig. Uc, d), bei Petalurinen (Textfig. Ua, b) und einigen Cordulinen (Textfig. Ui, k) endigt es distal in zwei lateralen zugespitzten Fortsätzen (*x*), welche der Wand der Glans angehören. Diese Fortsätze sind manchmal etwas verdeckt, oder auch ersetzt durch zwei aus hartem Chitin bestehende Auswüche (x_1), welche bei Chlorogomphinen, Cordulegasterinen, Gomphinen (*Epi-gomphus*) und *Orygastera* unter den Cordulinen, das distale Ende des medianen Chitinbandes der Glans bilden, bei *Synthemis* und *Gomphiomacromia* mehr proximal gelegen und lateral gerichtet sind (Textfig. U, Taf. 10 Fig. 24—26). Zwischen den beiden Fortsätzen *x* befindet sich weiches Chitin (*y*), aus dem bei Petalurinen zwei kleine am distalen Ende dunkel gefärbte Zipfel hervorragen; eine mediane Furche teilt die weichhäutige Partie in 2 Teile. Lateral von den Fortsätzen *x* und x_1 ist das Chitin bei Aeschniden

1) In der Literatur findet sich immer eine andere Zählweise, cf. Tabelle S. 112f.

2) Im folgenden sind die Ausdrücke „ventral“ und „dorsal“ so gebraucht, als ob die Glans in der Ruhelage sich befände, wo das 3. Glied um das 2. in ventralcaudaler Richtung umgeklappt ist.



Textfig. U. Glandes von Anisopteren bei Ventralansicht.

a *Phenes raptor* RAMB., 12:1. b *Tachopteryx thoreyi* HAGEN, 14:1. c *Jagoria modigliani* SELYS, 20:1. d *Aeschna juncea* L., 20:1. e *Chlorogomphus magnificus* SELYS, 24:1. f *Epigomphus llama* CALVERT, 25:1. g *Anotogaster sieboldi* SELYS, 14:1. h *Oxygastra curtisi* DALE, 25:1. i *Gomphomacromia paradoxa* BRAUER, 36:1. k *Synthemis guttata* SELYS, 36:1. l *Aeschnosoma forcipula* SELYS, 25:1. Die Buchstaben sind im Text erklärt.

größtenteils weich; auch auf der Dorsalseite der Glans liegt bei diesen Formen weiches Chitin. Bei *Tachopteryx* befindet sich lateral von den Fortsätzen x je ein dunkler Fleck a (Textfig. Ub). Die beiden Lappen der Glans bei Aeschninen sind mit einem ähnlichen Fleck versehen, welche den Flecken a von *Tachopteryx* entsprechen. Bei *Aeschna* liegt im proximalen Teil der Glans zwischen den beiden Lappen (l) eine weichhäutige Stelle (y), die von einer medianen Furche durchzogen wird und der weichhäutigen Partie y anderer Anisopteren homolog ist.

Lateral ist an der Glans von *Chlorogomphus* je ein langer zylindrischer proximal gerichteter, kräftig chitinisierter Chitinstab (α) befestigt, welcher mit seinem distalen Ende bis an das 2. Penisglied reicht und proximal durch eine gabelartig gespaltene Chitinverdickung mit der Seitenwand der Glans fest verwachsen ist. Der dorsale Ast der Gabel setzt sich je auf einen dorsal von den Fortsätzen x_1 inserierenden Anhang (\approx) fort. Diese Anhänge \approx sind allgemeiner verbreitet. Bei den Petalurinen sind sie lappenartig und mit einem dunklen Fleck versehen, bei *Tachopteryx* mehr distalwärts vorgezogen als bei *Phenes* (Taf. 10 Fig. 19, 20). Unter den Aeschninen sind diese Fortsätze an *Jagoria* als zarte schmale Bändchen noch bei Ventralansicht zu erkennen, sonst fand ich bei Dorsalansicht nur schwache Stummel. Bei *Chlorogomphus* und den Cordulegasterinen sind die Anhänge \approx fester chitiniert, und jeder ist nach dem Ende zu halbröhrenförmig gekrümmt; beide Anhänge legen sich so aneinander, daß sie ein Rohr bilden, das distal geöffnet ist. Ob diese große Öffnung in den Peniskanal des 3. Gliedes führt, habe ich an Schnitten durch die Glans von *Cordulegaster* nicht feststellen können.

Den Anhängen α der Glans von *Chlorogomphus* entsprechen viel kürzere Erhebungen bei Cordulegasterinen und *Oxygastra*. Bemerkenswert sind bei diesen außerdem 2 mehr distal gelegene, weichhäutige Anhänge (β).

Am distalen Ende der Glans vieler Gomphinen z. B. *Epigomphus* (Textfig. Uf) befindet sich ein unpaarer medianer Fortsatz, der ventral im proximalen Teile ausgehöhlt ist und distal in eine Spitze ausläuft (u).

Die Glans der Cordulinen besitzt an ihrem distalen Ende entweder ein mehr proximal gelegenes Paar von Fortsätzen (*Synthemis*) oder einen unpaaren Fortsatz (m) an dessen Stelle. Außerdem steht am distalen Ende ein langer Fortsatz (n); (m) und (n) zusammen entsprechen vielleicht dem \approx der Aeschniden.

Während m bei *Synthemis* und *Gomphomacromia* aus hartem Chitin besteht, stellt es bei *Oxygastra* und *Didymops* ein weichhäutiges Gebilde dar, das nur durch einen dünnen festen Chitinstab gestützt wird (Taf. 10 Fig. 26, 27). Der Fortsatz n ist bei *Synthemis* zugespitzt; bei *Gomphomacromia* scheint hier eine Öffnung zu liegen. Während bei diesen beiden Genera der Fortsatz n relativ kurz und nur bei *Gomphomacromia* an der Spitze etwas weicher chitiniert erscheint, ist er bei *Oxygastra* und *Didymops* in einen langen unregelmäßig gewundenen zarten Faden verlängert.

Oxygastra und *Didymops* leiten über zu *Cordulia* und Verwandten. Bei diesen Formen liegen die Anhänge m und n nicht mehr median,

sondern m ist etwas auf die rechte, n auf die linke Seite gerückt (Taf. 10 Fig. 28). So kommt eine eigenartige Asymmetrie der Glans jener Cordulinen zustande.¹⁾

Asymmetrisch ist auch die höchst merkwürdige und hinsichtlich der Form ganz isoliert stehende Glans von *Aeschnosoma forcipula*. Die Anhänge x , m und n sind nicht wieder zu erkennen. 2 distal verjüngte weichhäutige Anhänge stimmen der Lage nach etwa mit den Anhängen β der Glans von *Cordulegaster* und *Oxygastra* überein. Das distale Ende ist um die Längsachse des 3. Gliedes gedreht und völlig asymmetrisch.

Die Glans der Libellulinen scheint, nach einer flüchtigen Betrachtung zu urteilen nach einem Schema gebaut zu sein und bei den einzelnen Formen in ihren wesentlichen Bestandteilen übereinzustimmen. Genauer untersucht wurde nur die Glans von *Sympetrum*-Arten, besonders von *S. danae* und *S. sanguineum*.

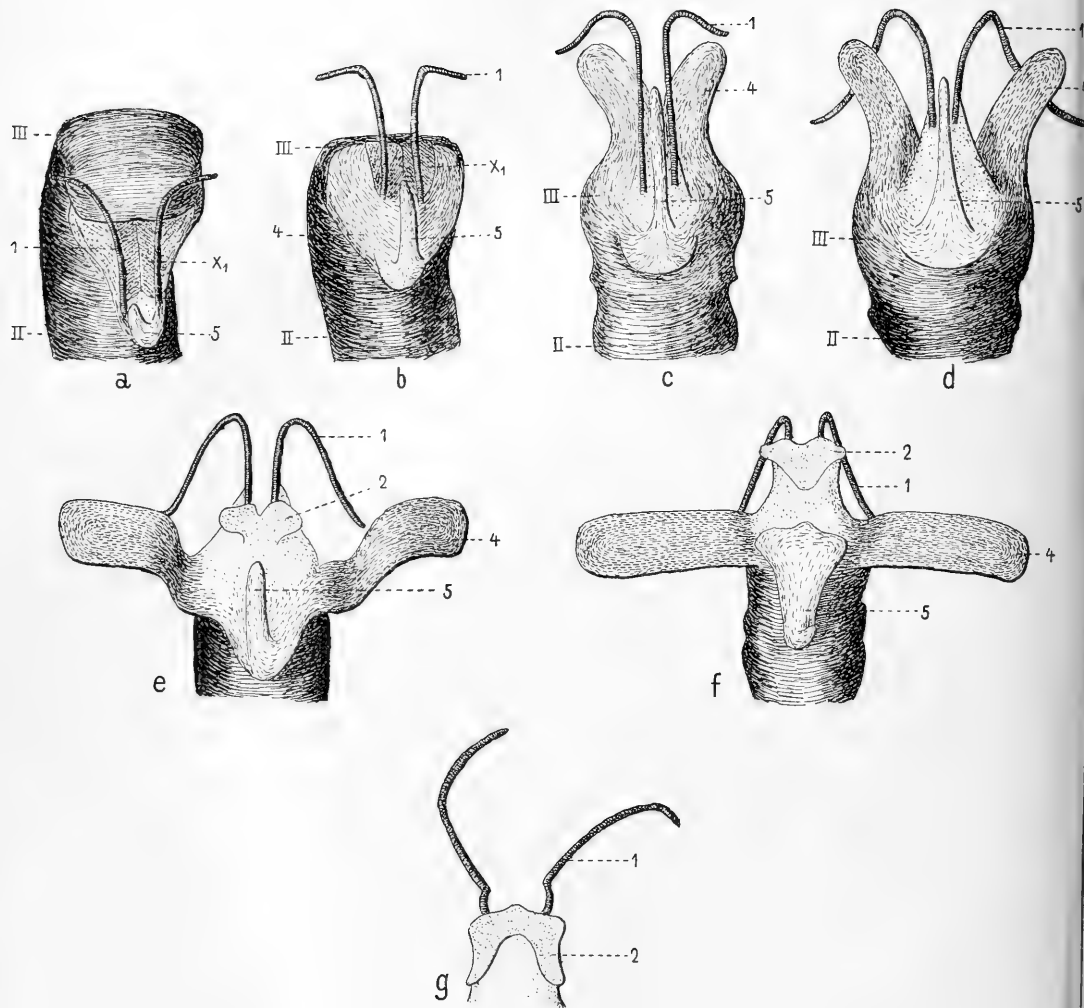
An trockenem oder fixiertem Material ist von den Anhängen der Glans nicht viel zu sehen. Liegt dagegen frisches Material vor, so kann man durch Druck auf die Penisschale in ventral-dorsaler Richtung zunächst eine Zurückbiegung des 3. Penisgliedes um das 2. in oral-dorsaler Richtung bewirken und durch Verstärkung des Druckes die Anhänge der Glans auseinander breiten und gewisse Teile ausstülpfen. In Textfig. V ist dieser Vorgang der „Entfaltung“ der Glans durch verschiedenen Druck auf die Penisschale in einzelnen Stadien von der Ruhelage (a) an dargestellt.

Sobald der Druck auf die Penisschale nachläßt, klappt alles wieder zusammen. Um nun die Teile der Glans in entfaltetem Zustande zu konservieren, preßte ich mittels einer CORNET-Pinzette die Penisschale zwischen zwei kleinen Deckgläschen, so daß die Teile möglichst weit ausgebreitet waren, und brachte dann das Ganze auf ca. 5 Minuten in heiße Sublimatlösung. Die in die Glans und ihre Teile gepreßten Gewebe wurden so fixiert und hielten die weichen Chitinteile in Spannung. Die Präparate wurden in 70% Alkohol gebracht und hielten sich bis jetzt schon ein halbes Jahr unverändert; nach ihnen sind die Figg. 31—34 hergestellt worden.

An der entfalteten Glans von *Sympetrum danae* (Taf. 10 Fig. 31 u. 32) fallen zwei große borstige Anhänge (1) auf, welche am distalen Ende inserieren. Proximal von ihnen stehen auf der Dorsalseite²⁾ der Glans 2 (in Fig. 32 nicht besonders deutliche) Fortsätze des dunklen Chitins an der Basis der Glans, welche vielleicht den Fortsätzen x_1 bei den oben besprochenen Formen homolog sind. Ventral-proximalwärts stehen zwei dicke weichhäutige Gebilde (2), welche erst bei starkem Druck herausgepreßt

1) Nach Abschluß dieser Arbeit wurde noch ein Quetschpräparat (s. u.) des Penis von *Cordulia arca* angefertigt. Nach dem Aussehen desselben zu urteilen, scheinen die Bauverhältnisse noch weit komplizierter zu sein, als sie hier dargestellt wurden.

2) Da an den durch Pressung gewonnenen Präparaten das 3. Penisglied mit der Glans um das 2. Glied oral-dorsalwärts zurückgeklappt ist, sind die Bezeichnungen „ventral“ und „dorsal“ umgekehrt gebraucht wie bisher. Es liegen also die Fortsätze x_1 bei den *Sympetrum*-Präparaten dorsal und nicht ventral, wie im Text vorher.



Textfig. V.

Skizzen verschiedener Stadien der Bewegung der Penis Spitze von *Sympetrum danae* SULZER, wie sie durch künstlichen Druck auf die Penisschale erzeugt wird. a Ruhelage; das 3. Glied ist noch caudalwärts um das 2. umgeklappt, und die Teile der Glans liegen zusammengefaltet. b durch Druck auf die Penisschale ist das 3. Glied oralwärts bewegt und die Teile der Glans ein wenig zum Auseinanderweichen gebracht worden. c und d zeigen beides in verstärktem Maße. Bei e sind alle Teile der Glans zu sehen, die in f noch stärker auseinander getrieben sind. Bei g haben vor allem die Borsten (1) ihre Lage noch einmal geändert.

II 2. Penisglied. III 3. Penisglied; die übrigen Bezeichnungen sind im Text erklärt. — Die Figuren sind ohne Zeichenapparat nach frischem Material skizziert.

werden (vgl. Textfig. V!). Proximal von ihnen befindet sich eine ringartige Chitinverdickung der Glans (3), die auf der Ventralseite scharf begrenzt, dorsal mit den Fortsätzen x_1 verbunden ist. Noch weiter proximal inserieren auf der Ventralseite der Glans zwei laterale, blattförmige, am distalen Ende abgerundete Anhänge (4) und ein medianer, etwas gekrümmter, konisch zugespitzter Anhang (5).

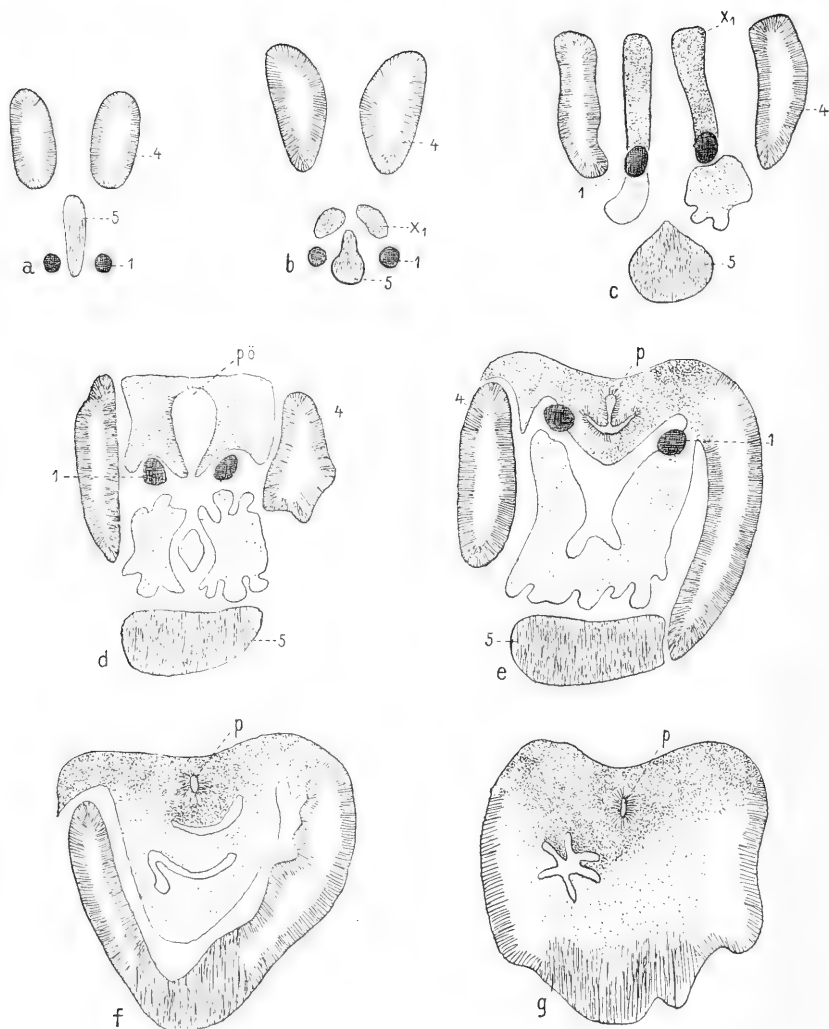
Diese Teile sind auch an der Glans von *Sympetrum sanguineum* (Taf. 10 Fig. 33, 34) vorhanden. Die Fortsätze x_1 sind in 2 Borsten ausgezogen, die etwas kürzer sind als die borstenförmigen Anhänge (2); mit diesen stehen sie direkt zusammen. Die Fortsätze 4 sind kürzer als bei *Sympetrum danae* und an ihrem Ende zugespitzt. Anhang 5 ist dick, mäßig lang und am Ende abgerundet. Hinzu treten zwei mediane Fortsätze, welche *S. danae* fehlen. Zwischen den beiden blattartigen Anhängen (4) inseriert etwas distalwärts ein langer dünner zugespitzter Fortsatz aus ganz hellem weichem Chitin, der im Präparat zwischen den erectilen Anhängen (2) hindurchgezwängt ist und in dorsaler Richtung weit hervorragt (a). Auf der Dorsalseite inseriert median ein kürzerer und stumpfer ebenfalls weichhäutiger Fortsatz (b). Die Fortsätze a und b erinnern in der Form ein wenig an die dunkler gefärbten und kräftiger chitinisierten Anhänge m und n bei *Gomphomaeromía*.

Die Glans von *S. striolatum* sieht nach Zahl und Anordnung der Teile der Glans von *S. danae* ähnlich. Hinsichtlich der Form wurden besonders folgende Unterschiede festgestellt: Die Fortsätze (4) sind distal zugespitzt wie bei *S. sanguineum* und halten in der Länge etwa die Mitte zwischen *S. danae* und *S. sanguineum*. Der Chitinring (3) ist auf der Ventralseite an seinem distalen Rande mit einem am Ende abgestutzten Fortsatz versehen; bei *S. danae* ist derselbe zugespitzt (Fig. 31).

Sympetrum striolatum und *S. vulgatum* habe ich nach der Form der Glans bisher nicht unterscheiden können.

Bei *S. flaveolum*, welche Species leider nur flüchtiger untersucht wurde, sind die Anhänge etwas ähnlich wie bei den von GODDARD [1896] untersuchten *Sympetrum*-(*Diplax*)-Arten. Die den Anhängen 4 und 5 von *S. danae* entsprechenden Gebilde sind bei *S. flaveolum* sehr kurz. Die übrigen Anhänge wurden nicht verglichen. Auffällig sind zwei ziemlich dicke, weichhäutige, wurmartige Fortsätze, die etwa zwischen den Anhängen (4) stehen und auch in der Ruhelage hervorragen. Diese Anhänge haben die Eigentümlichkeit bei Verstärkung des Druckes auf die Penischaale um ihre Längsachse drehende Bewegungen auszuführen, eine Erscheinung, die GODDARD ähnlich schon an der Glans von *Sympetrum rubicundulum* beobachtete.¹⁾

1) Bei GODDARD (1896) handelt es sich jedoch um eine Drehung von hartchitinisierten Gebilden, welche letztere vielleicht den Anhängen 1 meiner Bezeichnung entsprechen. Diese Anhänge sind an den beiden von GODDARD untersuchten Arten, nach den Abbildungen zu urteilen, kürzer und nicht borstenartig wie bei den mir vorliegenden *Sympetrum*-Arten. Die Drehung erfolgte wahrscheinlich anders: „Pressure on the genital bladder causes them to rotate laterad and ventrad“.



Textfig. W.

In verschiedener Entfernung aufeinanderfolgende Querschnitte durch das 3. Penisglied eines juvenilen Männchens von *Sympetrum (danac)* SULZER?, in Ruhelage, vom distalen Ende (a) bis zum proximalen Teil (bei g), schematisiert.

pö Öffnung des Peniskanals (p). Die übrigen Buchstaben und Zahlen sind dieselben wie bei Textfig. V und Taf. 10 Fig. 31 und 32 und außerdem im Text erklärt.

Allen Anhängen wurden noch keine Namen gegeben, weil die Homologien bei den einzelnen Teilen noch nicht genügend bekannt sind. Schon GODDARD hat Schwierigkeiten gefunden bei der Homologisierung der Teile

der Glandes von *Sympetrum* und *Libellula*, welche sogar einer Subfamilie angehören, und hat nur die Teile bei *Sympetrum* und *Celithemis* benannt. Nach RIS (1909/1914) ist mit *Celithemis* die Gattung *Leucorrhinia* verwandt. Aus diesem Genus standen mir 4 Species zur Verfügung, deren Glans ich an Macerationspräparaten untersuchte. Bei *Leucorrhinia dubia* (Fig. 35) sind die Fortsätze x_1 und 4 und 5 gut entwickelt; *L. albifrons* sieht *L. dubia* ähnlich; *L. rubicunda* und *L. pectoralis* haben kürzere Anhänge.

Bei mehreren Libellulinen, z. B. *Agrionoptera*, *Nannophya*, *Neurothemis*, *Libellula*, ist der proximale Teil des 3. Penisgliedes ziemlich lang, und die Glans scheint fast in dieses Rohr hineingelagert zu sein und ragt nur ganz wenig distal heraus. Die Glans von *Orchithemis pulcherrima* (Taf. 10 Fig. 36) ist deswegen bemerkenswert, weil auf ihr ein Fortsatz (Fig. 36 γ) steht, der an die Fortsätze *m* bei *Synthemis* erinnert.

In Textfig. W sind 7 in etwas verschiedenen Abständen aufeinanderfolgende Querschnitte durch die Glans einer juvenilen *Sympetrum* sp. (vermutlich *S. danae*) dargestellt, welche die Anordnung einiger Anhänge im Ruhezustande und die distale Öffnung des Peniskanals zeigen.

Der orale Anhang des 3. Sternits ist dem inneren Bau nach in beiden Unterordnungen ziemlich ähnlich, äußerlich besonders durch die Gliederung, Biegung und Größe verschieden.

Im allgemeinen lassen sich die Teile des 2. und 3. Abdominalsegments der Männchen bei Zygopteren und Anisopteren auf dasselbe Bauschema zurückführen. Die durch verschiedene Funktion erklärbaren Unterschiede machen jedoch die Deutung eines einheitlichen Ursprungs, besonders des Zygopterenpenis und der Anisopterenligula, zweifelhaft. Aus diesem Grunde war es erwünscht, eine zwischen Zygopteren und Anisopteren vermittelnde Form kennen zu lernen, die im Bau der Teile jener Segmente noch möglichst primitive Charaktere bewahrt habe. Als solche geeignet erwies sich *Epiophlebia superstes* SELYS.

Epiophlebia superstes SELYS.

Epiophlebia superstes SELYS aus Japan, ursprünglich *Palaeophlebia superstes* genannt, wurde im Jahre 1889 von DE SELYS beschrieben und, nachdem sie zunächst wegen ihres Habitus für eine Gomphine gehalten wurde, wegen der gestielten Flügel zu den Calopterygiden gerechnet und einer besonderen „Légion“ einverleibt. Seitdem ist ihre systematische Stellung verschiedentlich in Zweifel gezogen worden, und heute betrachtet man sie als letzten Sproß eines vor Zeiten üppiger blühenden Geschlechtes. HANDLIRSCH stellt *Epiophlebia*

auf Grund vergleichender Untersuchungen an fossilen und rezenten Libellen zu den Anisozygoptera, einer sonst nur fossil bekannten Unterordnung der Odonaten, aus der sich die heute verbreiteten Zygopteren und Anisopteren auf verschiedenen Wegen entwickelt haben. Zum selben Ergebnis kommt VAN DER WEELE (1906) durch einen Vergleich der weiblichen Gonapophysen.

Diese Ergebnisse durch eine Untersuchung des 2. und 3. Segments des Männchens jenes Tieres nachzuprüfen und dabei vor allem womöglich eine besonders primitive Ausbildung dieser Teile noch kennen zu lernen ¹⁾, wodurch die bisher gewonnenen Resultate hätten beeinflußt werden können, war mein lebhafter Wunsch. Da nach meinen Erkundigungen *Epiophlebia* in nächster Nähe nur in den beiden Typen (1 ♂, 1 ♀) der Kollektion SELYS (Brüssel) sich vorfindet, wandte ich mich an den entomologischen Leiter des Musée d'histoire naturelle, Herrn Prof. G. SEVERIN, der mir eine Untersuchung dieses Tieres und einiger anderer interessanter seltnerer Libellen des Museums bereitwilligst gestattete, wofür ihm auch an dieser Stelle mein herzlicher Dank ausgesprochen sei.

Die Untersuchung des trockenen Tieres, wie es sich im Museum vorfand, ergab folgendes (Taf. 9 Fig. 8). Die Lamina anterior ist caudal median nicht eingeschnitten, höchstens schwach eingebuchtet, etwa trapezförmig. In der Mitte ist sie schwach nach außen gewölbt. Den Seitenrändern parallel verlaufen 2 hell gefärbte gleichbreite Bänder, die oralwärts undeutlich endigen und den caudalen Rand der Lamina anterior nicht erreichen. Lateral von der Lamina anterior liegen die Hamuli anteriores, die aus einem mächtigen etwa dreieckigen Basalstück und einem sehr kleinen schmalen, eigenartig gewundenen Fortsatz (*ha*) bestehen. Der Ansatz des Fortsatzes war nicht deutlich zu erkennen.

Die übrigen Teile des Sternits erfuhren am trockenen Tier zunächst eine falsche Deutung, die aber der Vollständigkeit halber mitgeteilt sei. Die Stücke, welche caudal von Lamina anterior und Hamuli anteriores liegen, waren alle dunkel gefärbt und schienen einem einheitlichen Gebilde anzugehören, das seinem Aussehen und seiner Lage nach für eine Penissschale von gewaltiger Größe, wie sie bei Gomphinen wohl vorkommen könnte, gehalten wurde. Vermutlich mußten die übrigen Teile, also besonders die Fenestra mit

1) Die kurzen Angaben DE SELYS' (1889) konnten keine Verwendung finden.

den Rahmen und ihren Anhängen, außerordentlich tief gelagert und von der vermeintlichen Penisschale verdeckt sein.

Am 2. Tergit fehlten die Öhrchen. Eine vordere Teilungslinie war schwach angedeutet (Fig. 8 *vT*). Die Lateralränder waren oral von der hinteren Teilungslinie stärker als bei Petalurinen und Gomphinen vorgezogen, jedoch wulstig verdickt und ohne Zähnchen (Fig. 8 *y*).

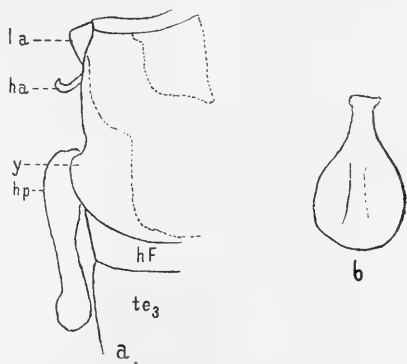
Diese Feststellungen konnten unmöglich befriedigen; ich bat daher Herrn Prof. SEVERIN, das Tier aufweichen zu lassen. Am nächsten Morgen versuchte ich, die vermeintliche Penisschale etwas hervorzuhoben, um die eventuell darunter gelegenen Teile zu erkennen. Bei diesem Versuch klappte jene auf einmal in der Mitte (Fig. 9), und der besonders hervorragende Teil erwies sich als die beiden Hamuli posteriores (*hp*), die bei *Epiophlebia* außerordentlich stark entwickelt sind. Zwischen den Hamuli posteriores kam auch der wirkliche Anhang des 3. Sternits zum Vorschein, und weiter oralwärts am 2. Sternit lag ein merkwürdiges und interessantes Gebilde, das vorläufig als Processus liguloideus bezeichnet sein soll. Lateral von diesem mußten entsprechend den Verhältnissen bei den übrigen Libellenmännchen die Rahmenteile liegen. Alle diese neu gefundenen Teile sollen nun genauer beschrieben werden.

Die Hamuli posteriores überragen in caudaler Richtung den Anhang des 3. Sternits; dicht an ihrer Basis sind sie caudalwärts umgebogen (Textfig. X a, *hp*). Sie sind denen von *Ictinus* etwas ähnlich, am Ende erweitert und ab-

Textfig. X.

Epiophlebia superstes SELYS. ♂.

a 2. Segment, Lateralansicht, frei skizziert. b Der Anhang des 3. Sternits bei Ventralansicht, frei skizziert.



gerundet, scheinbar weichhäutig; auf der Innenseite sind sie ausgehöhlt und bilden zusammengelegt

eine Röhre. Ihr Ansatz ist weiter caudalwärts gerückt, als dies sonst beobachtet wurde, denn es befindet sich ein beträchtlicher Raum zwischen ihnen und den Hamuli anteriores.

Eine gelenkige Verbindung der Hamuli posteriores mit den oral von ihnen gelegenen Teilen des Rahmens konnte nicht nachgewiesen

werden. Es ist bemerkenswert, daß die dem Vorderrahmen entsprechenden Teile bei *Epiophlebia* nur sehr wenig eingesenkt sind, denn sie liegen kaum tiefer als die Lamina anterior und die Basalstücke der Hamuli anteriores. Ich habe nur zwei, durch den Processus liguloideus geschiedene, breite Platten (*r*) wahrgenommen, von denen anzunehmen ist, daß sie oral miteinander in Verbindung stehen. Hier scheint auch der Processus liguloideus mit den Rahmenteilern durch festes Chitin verbunden zu sein. Dieser stellt eine mediane, schmale, verdickte Chitinspange dar, über die in der Mitte ein ansehnlicher Längskiel (*k*) verläuft, welcher am oralen Ende plötzlich abbricht und am caudalen sich allmählich abplattet. Lateral ist der Processus liguloideus mit dem Rahmen durch eine dünnere heller gefärbte Chitinmembran verbunden, welche nur eine sehr geringe Bewegung der Teile gegeneinander gestattet; am caudalen Ende ist er in einen freien, weichhäutigen, etwa dreieckigen Lappen (*prlig*) verlängert.

Dieser Processus liguloideus entspricht nach seiner Lage am ehesten der Ligula der Anisopteren und dem Penis der Zygopteren; seine Form erinnert außerordentlich an den Processus caudalis typischer Anisopterensegmente. Von letzteren unterscheidet er sich nur dadurch, daß der mediane Längskiel des typischen Sternits bis weit oralwärts mit an seiner Bildung teilnimmt und daß weiches Chitin zwischen Längskiel und den lateralen Teilen des Sternits gelegen ist; Ligula und Zygopterenpenis differieren zunächst dadurch vom Processus liguloideus, daß beide lateral nur ein kurzes Stück mit dem Vorderrahmen verwachsen sind und daß sie einen Processus furculiformis besitzen; ein solcher ist vielleicht bei *Epiophlebia* vorhanden, war aber nicht nachzuweisen. Der mediane Längskiel ist vielen Ligulae, dem Zygopterenpenis allgemein und dem Processus liguloideus von *Epiophlebia* gemeinsam. Die einfache Form des Lappens am caudalen Ende des Processus liguloideus leitet über von der Ligula, die am distalen Ende keinen Lappen trägt, zu der Glans am Penis der Zygopteren.

Diese Befunde sind nicht nur ein weiterer Beleg für THOMPSON'S Theorie, daß Ligula und Zygopterenpenis homolog sind, sie machen es fernerhin wahrscheinlich, daß beide Gebilde, der Zygopterenpenis und die Ligula, sich aus dem Caudalfortsatz der typischen Segmente entwickelt haben. Mit diesem aus vergleichend-morphologischen Betrachtungen gezogenen Schluß stehen die Ergebnisse der entwicklungsgeschichtlichen Unter-

suchungen am Zygopterenpenis durchaus in Einklang. Wie BACKHOFF (1910) festgestellt hat, legt sich der Penis bei *Agrion* als einheitlicher medianer Längswulst an, welcher durch eine caudal ansetzende und oralwärts fortschreitende und sich vertiefende Querspalte von der Hypodermis des Sternits (also caudal zuerst!) losgelöst wird. Danach entsprechen Processus caudalis der typischen Anisopterensegmente und der Processus liguloideus von *Epiophlebia* einem der ersten Entwicklungsstadien des Zygopterenpenis.

Der Anhang des 3. Sternits von *Epiophlebia* (Taf. 9 Fig. 9 a_3 , Textfig. Xb) ist ungegliedert und sieht der Samenkapsel der Zygopteren nach Form und Lage nicht unähnlich. Aber ihm fehlt im Halsteil die weiche Chitinpartie, welche allen untersuchten Zygopteren zukommt. Höchstwahrscheinlich ist eine Öffnung an dem etwas verbreiterten distalen Ende vorhanden, obwohl ich eine solche nicht mit Sicherheit habe wahrnehmen können. Es ist nicht ganz ausgeschlossen, daß am distalen Teil, allerdings sehr glatt, ein Stück oder Glied abgebrochen oder zusammengeschrumpft war. Über die Ventralseite des Anhanges zieht sich eine rinnenartige Vertiefung.

Am aufgeweichten Tier wurde festgestellt, daß die Hamuli anteriores wirklich mit den Basalstücken verbunden sind (s. o.). Leider wurde vergessen, die Sternite der übrigen Abdominalsegmente auf das Vorhandensein eines Längskieles und Caudalfortsatzes zu untersuchen. An Tergit 2—7 verläuft die vordere Teilungslinie als breite, flache, mit glatterem Chitin versehene Furche.

Obwohl die Grundzüge in der Anordnung der Teile des 2. und 3. Abdominalsegments von *Epiophlebia superstes* SELYS dieselben sind wie bei den untersuchten Zygopteren und Anisopteren, bestehen doch so scharfe Unterschiede, daß eine Einreihung dieses Tieres sowohl in die Zygopteren als auch in die Anisopteren willkürlich wäre. Die Ansicht von HANDLIRSCH (1906—1908), *Epiophlebia superstes* zu den sonst nur fossil bekannten Anisozygoptera zu rechnen, findet somit in der primitiven und einzigartigen Ausbildung der Teile des 2. und 3. Segments, insbesondere des Processus liguloideus, eine weitere Stütze.

Zum Schluß bedarf noch eine Frage der Erörterung: Welcher von den Anhängen des 2. und 3. Segments von *Epiophlebia* mag wohl die Funktion des Penis übernehmen? Der Processus liguloideus scheint viel zu kurz zu sein, als daß ihm die wesentliche Rolle der Spermaübertragung zufiele; aber auch der Anhang des 3. Sternits

scheint nicht in Betracht zu kommen, denn er ist nicht besonders lang, außerdem mit seinem distalen Teil oralwärts gerichtet, und würde, selbst wenn er mit dem Ende weit caudalwärts bewegt werden könnte, den weiblichen Genitalporus kaum mehr als berühren, da ihm die Hamuli posteriores im Wege sind. Es scheint jedoch nicht ausgeschlossen, daß diese, die Hamuli posteriores, wegen ihrer Länge, Form und Richtung die Übertragung des Spermas auf die weiblichen Sexualorgane vornehmen. Der Anhang des 3. Sternits übernimmt vielleicht nur die Funktion der Samenkapsel der Zygopteren (s. u.). Merkwürdig ist es immerhin, daß trotz der gleichen Lagerung des Begattungsapparats in jeder der drei Unterordnungen ein anderer Anhang die Penisfunktion zu übernehmen scheint.

Über die Fortpflanzungsweise bei den Libellen.¹⁾

Bei der Begattung der Libellen kann man 3 zeitlich aufeinanderfolgende Stadien unterscheiden, die ich als Praecopula, (eigentliche) Copula und Postcopula bezeichne. Das Präcopulastadium setzt ein mit der Befestigung der männlichen Analanhänge am Prothorax oder Kopf des Weibchens; die eigentliche Copula beginnt mit der Anlegung der äußeren weiblichen Genitalien an die Begattungsorgane des Männchens und endigt mit der Loslösung dieser Teile. Meist lösen sich dann gleichzeitig die männlichen Analanhänge vom Weibchen ab, und das Weibchen schreitet ohne Beihilfe des Männchens zur Eiablage. Bei vielen Agrioniden und bei *Sympetrum*-Arten hält jedoch nach beendigter Copula das Männchen mit den Analanhängen sein Weibchen fest; die Eiablage erfolgt dann im Postcopulastadium. Über eine von HAGEN (1850) mitgeteilte Ausnahme vergleiche man RIS (1910).

Begattungslustigen Männchen ist der Fang des Weibchens nicht leicht. Viele Libellenweibchen leben ziemlich versteckt und erscheinen durch ihre der Umgebung ähnliche Körperfärbung geschützt. Ich beobachtete öfters Männchen von *Brachytron hafriense* und auch von *Cordulegaster annulatus*, wie sie die mit Schilf, Gras und Binsen

1) Wertvolle Angaben über dieses Thema finden sich bei HAGEN (1850, p. 334—350), RIS (1910), TUMPEL (1901, p. 5—7), VAN DER WEELE (1906, p. 128—132), E. M. WALKER (1912), WILLIAMSON (1899, 1906), v. SIEBOLD (1838, 1840, 1841). Im vorliegenden sind einige wichtiger erscheinende Einzelbeobachtungen und Erklärungsversuche mitgeteilt.

bestandene Ufer absuchten, jeden Pflanzenteil sorgfältig (mit den Augen) prüfend.¹⁾ Hat ein Männchen ein Weibchen erblickt, so stürzt es sich auf dasselbe und sucht es zu ergreifen; oft gelingt es aber dem Weibchen, in raschem Flug zu entweichen. Nur bei *Calopteryx (splendens)* sah ich öfters einem gemächlich fliegenden Weibchen eine Anzahl (3—4 Stück) Männchen folgen, ohne daß eines derselben das Weibchen zu fassen bekam. Einmal beobachtete ich, wie ein Weibchen von *Aeschna juncea* beim Eierlegen von einem Männchen gefangen wurde. Bei *Pyrrhosoma nymphula* hatte ich Gelegenheit festzustellen, wie ein Weibchen von einem Männchen in schnellem Fluge verfolgt wurde; auf einmal ließ sich das Weibchen ins Gras fallen, das Männchen glitt im Fluge darüber hinweg, ohne es zu bemerken, und hatte es aus den Augen verloren.

Der Fang des Weibchens geschieht in der Weise, daß das Männchen mit seinen Beinen das Weibchen am Thorax ergreift. Darauf krümmt das Männchen sein Abdomen ventralwärts ein und führt das Ende nach vorn zwischen seinen Beinen über den Thorax des Weibchens hinweg. Die Analanhänge werden bei den Zygopteren am Prothorax des Weibchens befestigt, worüber Genaueres von RIS und WILLIAMSON berichtet wird. Bei den *Lestes*-Arten bilden die oberen Analanhänge eine Zange, welche zwischen Pro- und Mesothorax eingreift; die unteren Anhänge liegen flach auf dem Rücken des Prothorax (Taf. 9 Fig. 10). Bei den Anisopteren erfolgt die Befestigung der Analanhänge in der Regel am Kopf des Weibchens (vgl. E. M. WALKER, 1912, tab. 2 fig. 7). Bei Petalurinen (TILLYARD, 1909, tab. 24 fig. 1) und Aeschninen (E. M. WALKER 1912, tab. 2 figg. 3 bis 6) wurde allerdings beobachtet, daß die oberen Analanhänge des Männchens sich an den Prothorax des Weibchens legen. Die Analanhänge sind bei nahe verwandten Arten oft sehr verschieden gestaltet, und dem entspricht eine verschiedene Form des Prothorax; auf diese Weise sind bei solchen Arten Kreuzungen so gut wie ausgeschlossen, was folgende Beobachtung zeigt. Ich fand einst ein Weibchen von *Agrion pulchellum*²⁾ im Grase sitzen, auf dessen Körper 2 Männchen von *Agrion puella* Platz genommen hatten und sich vergeblich bemühten, ihre Analanhänge am Prothorax des

1) cf. TUMPEL (1901).

2) Leider habe ich nur nach der Form des Prothorax die Species bestimmt und nicht festgestellt, ob das Weibchen der mehr blauen oder der dunkleren, dem Weibchen von *Agrion puella* ähnlichen Form angehörte (cf. RIS, 1909, p. 15 f.).

Weibchens zu befestigen. Ein 3. Männchen, (leider) auch von *Agrion puella* (und nicht von *Agrion pulchellum*), flog hinzu, dessen gleiche Anstrengungen zu keinem besseren Ergebnis führten. Schließlich flogen erst die Männchen weg, bald auch das Weibchen, welches, um jene Vorgänge unbekümmert, friedlich bisher dagesessen hatte.

Nicht nur der Prothorax des Weibchens ist der Form der männlichen Analanhänge angepaßt, sondern wenigstens in einigen Fällen auch der des Männchens. Ich beobachtete nämlich einmal bei *Calopteryx splendens*, ein andermal bei *Lestes virens*, wie ein Männchen ein anderes Männchen der gleichen Art mit seinen Analanhängen am Prothorax erfaßt hatte; die Bemühungen des ergriffenen Männchens, sich durch Flügelschläge und Körperkrümmungen aus der abnormen Lage zu befreien, hatten zunächst keinen Erfolg. Was aus dem Kuriosum noch wurde, habe ich nicht verfolgen können.

Im Präcopulastadium findet, in der Regel kurz vor der eigentlichen Copula, die Übertragung des Spermas vom Vas deferens auf das Begattungsorgan des Männchens statt. Diesen Vorgang beobachtete WILLIAMSON an *Argia*, *Enallagma* und *Calopteryx*. Ich habe ihn bei *Calopteryx splendens*, *Platynemis pennipes*, *Ischnura elegans*, *Enallagma cyathigerum* und *Pyrrosoma nymphula* beobachtet und sah deutlich, wie die männlichen Gonapophysen sich um die distale Partie der vermutlich durch Kontraktion der dorsalen Längsmuskeln des 2. Segments vom Körper weit abstehenden Samenkapsel legten; das Sperma wurde dann (wahrscheinlich durch Muskeldruck) aus dem Vas deferens durch die spaltartige Öffnung an der Samenkapsel in den Hohlraum derselben getrieben.

Die Übertragung des Spermas auf das Begattungsorgan erfolgt bei den Anisopteren ebenfalls durch Umbiegen des Abdomens nach vorn. Dies stellte v. SIEBOLD an einzelnen Männchen von *Aeschna grandis* fest. Ich habe den Vorgang an Praecopulae von *Sympetrum (sanguineum)* und ? *striolatum*) und *Aeschna (? juncea)* gesehen.

Nur einmal habe ich beobachtet, wie ein einzelnes Männchen, ohne vorher ein Weibchen gefangen zu haben, die Übertragung des Spermas auf das Begattungsorgan vornahm; dies hatte jedoch wahrscheinlich eine besondere Bewandtnis. Ein Pärchen von *Lestes viridis* in Postcopula war auf einem Zweige von *Salix caprea* mit der Eiablage beschäftigt; ein einzelnes Männchen der nämlichen Art flog hinzu und setzte sich derart auf einen benachbarten Zweig, daß es das mit der Eiablage beschäftigte Pärchen wahrnehmen konnte. Die Spermaübertragung, welche das alleinsitzende Männchen nun

vornahm, wurde, wie ich vermute, nur durch die Nähe des Weibchens ausgelöst.

Genaueres über den Weg, den das Sperma vom Vas deferens aus zurücklegt, kann ich nicht angeben und muß auf die Bemerkungen v. SIEBOLD's (1840) verweisen. Bestätigen kann ich die Befunde v. SIEBOLD's und INGENITZKY's (1893), daß man an *Aeschna*-Arten häufig in dem in der Penisschale gelegenen Samenreservoir Spermatozoen vorfindet, die aber nicht, wie INGENITZKY bemerkt, in Schläuchen liegen, sondern zu kugligen Aggregaten angeordnet sind.

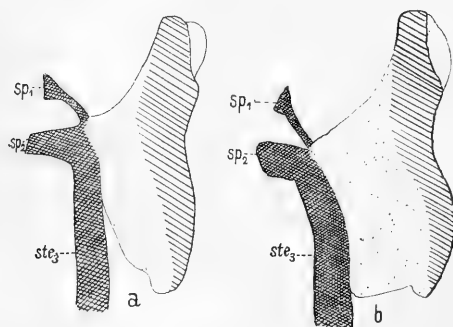
VAN DER WEELE meint (1906, p. 127), daß die Öhrchen „beim Füllen des Penis wahrscheinlich als Stütze für die langen Cercoiden¹⁾ dienen“. Dagegen ist jedoch einzuwenden, daß die oberen Analanhänge, durch künstliches Umbiegen des Abdomens in die Nähe des 2. Segments gebracht, die Öhrchen nicht berühren können, wenn gleichzeitig der Genitalporus eine geeignete Lage zum Begattungsorgan einnehmen soll. Ich vermute, daß die Öhrchen zur Begattung und zur Spermaübertragung keine direkte Beziehung haben, zumal da auch bei Weibchen (von Gomphinen) schwache, zähnenfreie Öhrchen vorkommen. Es war nicht möglich, durch einfache Osmiumschwärzung ($\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{15}$ % OsO_4 in Aqu. dest.) Nervenfasern in den Öhrchen nachzuweisen, deren Vorhandensein wegen der Anwesenheit von Chitinzähnen auf ein Sinnesorgan schließen ließe. Vielleicht handelt es sich bei den Öhrchen bloß um eine Art Gewölbeverfestigung der Enden der vorderen Teilungslinie; mit dieser Annahme werden allerdings die Zähnen nicht erklärt.

Die Übertragung des Spermas auf die Samenkapsel der Zygopteren ist nur dann möglich, wenn der Penis dorsal von der Samenkapsel (unter ihr bei Ventralansicht) liegt (cf. Taf. 9 Fig. 1 und Taf. 10 Fig. 17). Das ist bei freifliegenden adulten Zygopterenmännchen meistens der Fall, wie schon RATHKE (1832) festgestellt hat. Zur Copulation muß nun der Penis mit Sperma versehen und ventral von der Samenkapsel zu liegen kommen; das letztere geschieht wahrscheinlich durch Kontraktion der ventralen Längsmuskeln (III) des 2. Segments. Es fragt sich nun, ob der Penis, etwa nach einer Copulation, wieder in die Lage dorsal von der Samenkapsel zurückgebracht werden kann. RATHKE (1832) und BACKHOFF (1910) halten das für unwahrscheinlich. Sollte es aber wirklich nicht möglich sein, so könnten die männlichen Zygopteren nach einer

1) Cercoiden = obere Analanhänge.

Copulation die Samenkapsel nicht mehr mit Sperma füllen; auch müßte man, vorausgesetzt, daß die Tiere nach einer Copulation noch länger leben, solche Männchen mit ventral von der Samenkapsel gelagertem Penis öfters finden; das ist aber nicht der Fall. Außerdem müßte bei den Tieren, deren Penis beim Ausschlüpfen, wie BACKHOFF öfters feststellte, ventral von der Samenkapsel liegt, eine Übertragung des Spermas auf die Samenkapsel unmöglich und dann eine Copulation ohne Erfolg sein. Ich habe genau beobachtet, wie der Penis nach einer Copulation wieder hinter die Samenkapsel gebracht wurde; diese wurde, wie bei der Aufnahme des Spermas vom Genitalporus aus, sehr weit vorgebogen, und bei dieser Lage konnte der Penis mit einer Biegung der Glans in die Lage dorsal von der Samenkapsel zurückgleiten.

Der Weg, den das Sperma bei den Zygopteren zu nehmen hat, ist insofern kompliziert, als das Sperma noch von der Samenkapsel auf den Penis und zwar auf dessen Glans übertragen werden muß. Direkte Beobachtungen über diesen Vorgang sind wohl nicht leicht anzustellen. Ich vermute, daß die Glans dem weichen Chitin auf der Ventralseite des Halsteiles der Samenkapsel angelegt und dann



Textfig. Y.

Samenkapsel von *Enallagma cyathigerum* CHARP. von der rechten Seite gesehen, nach Macerationspräparaten a leer, b mit Sperma erfüllt; sp_1 vordere, sp_2 hintere Spangen des 3. Sternits (ste_3). 28:1.

durch Druckverringering im Innern der Glans das Sperma durch die spaltförmige Öffnung aus der Kapsel herausgesaugt wird. In das Innere der Glans und des Penis wird wohl kein Sperma gelangen, da an der Glans bei den Zygopteren keine Öffnung nachweisbar ist.

Wenn die Samenkapsel mit Sperma erfüllt ist, so zeigen Macerationspräparate bei Lateralansicht eine starke Anschwellung derselben, wie das in Textfig. Y an 2 Samenkapseln von *Enallagma cyathigerum* dargestellt ist.

Gelegentlich weisen Glandes von Zygopteren, besonders von Calopterygiden (z. B. *Cora*, *Baiadiera*, *Sapho*) eine mehr oder weniger

starke Umbiegung des distalen Teiles in ventral-caudaler Richtung auf. Diese Lage bleibt an Macerationspräparaten erhalten. Ein Vergleich der Textfig. P, wo ein solcher Fall dargestellt ist, mit Fig. 17 auf Taf. 10 und eventuell Fig. 41 auf Taf. 11 zeigt deutlich die verschiedene Lage des distalen Endes der Glans. Es ist möglich, daß durch Erhöhung des Blutdruckes im Innern des Penis eine Bewegung des distalen Teiles der Glans in ventral-caudaler Richtung erfolgt, indem das Chitin an der Lamina interna sich ausdehnt; ob jedoch eine auf diese Art bewirkte Lage am getrockneten Tier erhalten bleiben kann, ist zweifelhaft.

Bei der eigentlichen Copula ist das Weibchen der aktivere Teil; es krümmt sein Abdomen soweit nach vorn, bis seine Geschlechtsöffnung in die Nähe der männlichen Begattungsorgane zu liegen kommt. Wie nun die einzelnen Teile der Reihe nach ineinander greifen, vermag ich nicht zu sagen. Über die definitive Befestigung stellte ich an Zygopteren, die während der Copulation getötet wurden, folgendes fest (cf. Taf. 9 Fig. 11). Von den 3 Paaren der weiblichen Gonapophysen werden nur die beiden inneren Paare (*gon ant* und *gon med*) befestigt; sie liegen dorsal von den Hamuli anteriores¹⁾ und ragen mit ihren distalen Enden weit in die vordere mediane Einsenkung hinein. Während das äußere Paar der Gonapophysen (*valv*), welches den Stylus trägt, seine Lage bei der Copulation nicht ändert, sind die beiden inneren Paare nicht nur ventral-oralwärts (in bezug auf das Weibchen), sondern auch lateralwärts gekrümmt, um dem Penis den Weg in die Vagina frei zu machen. Der Penis war bei *Ischnura elegans* so fest verankert, daß beim Kochen der betreffenden Teile in Kalilauge kein oder nur ein geringes Auseinanderweichen stattfand; Fig. 11 ist nach einem solchen Kalilauge-Präparat hergestellt.

Die Bedeutung der einzelnen Teile des 2. Sternits bei Zygopteren ist wahrscheinlich folgende: die Hamuli anteriores dienen zum Fang und zur richtigen Führung der weiblichen Gonapophysen in die vordere mediane Einsenkung²⁾. Die Borsten der Lamina batilliformis werden wohl Tastorgane sein; die stärker chitinisierten Teile mögen als Schutzorgan für die weichhäutigen Teile der Penistasche und vorderen medianen Einsenkung gegen die mit scharfkantigen

1) In Fig. 11 ist das nicht zu sehen.

2) Die Lage der Gonapophysen in bezug auf die inneren Platten der Hamuli anteriores wurde nicht ermittelt.

Feilen versehenen inneren Gonapophysen und vielleicht auch als Unterlage für diese in Betracht kommen. Die vordere mediane Einsenkung dient zur Aufnahme der inneren weiblichen Gonapophysen; ihr Wechsel in der Länge und die Zweizipfeligkeit des Endes wird wohl mit Verschiedenheit der Länge und Spreitbarkeit der weiblichen Gonapophysen in Zusammenhang stehen. Beziehungen der so verschiedenen Formen der Glans bei Zygoteren zu Teilen der Vagina habe ich nicht festgestellt. Die Hamuli posteriores dürften dort, wo sie weichhäutig und mit Borsten besetzt sind, als Tastorgane anzusprechen sein; wo sie aber keine Borsten tragen, hart chitinisiert sind und weit vorragen, wie bei *Chlorolestes* und *Synlestes*, dienen sie wahrscheinlich wie die Hamuli anteriores zur richtigen Führung der Gonapophysen, und die caudal von ihnen auf dem Hinterrahmen stehenden Borsten dienen zum Tasten.

Für die Anisopteren habe ich die Lageverhältnisse bei der Copulation nicht nachprüfen können, da es mir bisher nicht gelang, von ihnen eine Copula zu erhalten. Nach E. M. WALKER (1912) ist die Befestigung der weiblichen Anhänge bei *Aeschna* sehr ähnlich wie bei den Zygoteren. Ich lasse hier E. M. WALKER's Darstellung in Übersetzung folgen: „Die gegenseitige Lage, welche von den accessorischen Teilen des Männchens und den Genitalien des Weibchens eingenommen wird, ist auf taf. 2 in fig. 2 dargestellt. Der Ovipositor ist von den Valven entblößt und liegt größtenteils in der ‚genital fossa‘¹⁾ des Männchens (Ventralseite von Segment 2). In seiner basalen Hälfte wird er von den Hamuli posteriores erfaßt, und nach seiner Lage zu den Hamuli anteriores muß er durch den Kanal, der von den Höhlungen derselben gebildet wird, hindurch, und die Hamuli anteriores bilden so eine Zange. Die beiden (lateralen) Teile der Lamina anterior sind den Ventralseiten der Valven dicht angelegt und etwas einwärts gedreht; die Spitzen der beiden Dornen liegen nahe an dem konkaven Rande des Ovipositors und sind im Leben vielleicht gegen die Seiten gebogen. Die (Anal-) Anhänge des Weibchens und die Styli nehmen anscheinend keinen Teil bei der Copulation.“

Nimmt man an, daß wenigstens bei denjenigen Aeschniden, deren Weibchen noch einen langen Ovipositor besitzen, die Lage der einzelnen Teile ähnlich ist wie bei *Aeschna*, so finden einige

1) Die „genital fossa“ entspricht der Einsenkung im caudalen Teil des 2. Sternits (Fenestra).

Bauverhältnisse am männlichen Begattungsapparat ihre Erklärung aus ihrer Beziehung zu den weiblichen Anhängen. Es ist bemerkenswert, und THOMPSON ist das schon aufgefallen, daß der mediane Einschnitt am Caudalrande der Lamina anterior dort meist besonders tief ist, wo die weiblichen Gonapophysen gut ausgebildet sind. Bei den Cordulegasterinen fehlt zwar der Einschnitt, aber die Hamuli anteriores sind mächtige, gebogene Platten, die weiter vom Körper abstehen als sonst und zum Festhalten des riesigen Ovipositors allein sehr geeignet erscheinen. Bei den Petalurinen wird die „caudale Welle“ der Hamuli anteriores zur Aufnahme der weiblichen Stilette dienen (Taf. 10 Fig. 13). Die rudimentäre Lamina batilliformis wird da, wo sie Borsten trägt, ein Tastorgan darstellen.

Eine bei den Aeschniden allgemein zutreffende Beziehung besteht hinsichtlich der Ausbildung des Längskieles der Ligula und der weiblichen Gonapophysen, indem ein Längskiel nur da vorkommt, wo auch die Stilette beim Weibchen entwickelt sind (Aeschninen, Petalurinen, Cordulegasterinen); bei Gomphinen und Chlorogomphinen, wo die Weibchen eine „Valvula vulvae“ besitzen, fehlt der Längskiel. Wenn die Ligula, etwa von *Tachopteryx* (Taf. 9 Fig. 3 *lig*) oder *Anotogaster* (Fig. 6 *lig*), durch Kontraktion der ventralen Längsmuskeln (III) sich mit ihrem distalen Teil ventral-oralwärts bewegt und damit den Penis freilegt, so werden bei der Copulation gleichzeitig durch den Längskiel — der dann wie ein Keil wirken würde — die weiblichen Stilette auseinandergedrückt und so der Genitalporus freigelegt. Die Bedeutung der Ligula als Schutzhülle für den Penis (Penisscheide) kann nur für die weichhäutige Partie am 2. Penisgliede in Betracht kommen; denn die weichhäutige Glans wird nicht von ihr bedeckt, und die übrigen Teile bestehen aus hartem Chitin, die des Schutzes nicht bedürfen. Die Reduktion der Ligula bei den Aeschninen scheint mit der geringeren Größe des 2. und 3. Penisgliedes zusammenzuhängen; die oft mächtige Ausbildung des Längskieles bei den Aeschninen ist hier anders zu deuten als oben, denn er ist nur im proximalen Teil der Ligula entwickelt und kommt bei der Copulation nicht oder kaum mit den weiblichen Anhängen in Berührung (Taf. 9 Fig. 4 *lig*). Es scheint nicht ausgeschlossen, daß, zumal bei Petalurinen, die Ligula in die Vagina miteingeführt wird. An *Synthemis virgula* bemerkte ich bei Lateralansicht einen Vorsprung am distalen Ende auf der Innenseite der Ligula, der an der weichhäutigen Stelle am 2. Penisgliede distal

von dem Haken eingreift; dieser Haken macht eine Bewegung des Penis nur dann möglich, wenn die Ligula zurückgebogen ist.

Eine interessante Analogie zu dem Längskiel der Ligula bildet die zwar nur schwache, mediane, kielartige Erhebung auf der Lamina batilliformis von *Synlestes*. Auch dem Längskiel des Zygopteren-penis wird dieselbe Funktion zukommen wie dem der Ligula.

Bei denjenigen Anisopteren, deren Weibchen keinen Ovipositor besitzen, sind Einrichtungen zum Festhalten der Valvula vulvae getroffen. Dieses Festhalten geschieht bei den Gomphinen (und Chlorogomphinen?) wahrscheinlich mit beiden Hamulipaaren, die, wie ich vermute, so zusammenwirken, daß die rechten und die linken Hamuli je eine Zange bilden, mit denen die Valvula vulvae erfaßt wird.

THOMPSON macht (1908) darauf aufmerksam, daß Genitalloben nur da auftreten, wo die Hamuli anteriores fehlen oder schwach entwickelt sind (Libelluliden). Man könnte nun glauben, daß bei solchen Formen die Genitalloben die Hamuli anteriores in ihrer Funktion abgelöst hätten. Dagegen spricht jedoch die Tatsache, daß die Genitalloben nur wenig beweglich sind; auch scheint ihre Form zum Festhalten der weiblichen Valvula nicht besonders geeignet zu sein. Dafür sind allerdings die Hamuli posteriores sowohl in seitlicher als in oral-caudaler Richtung um so beweglicher. Es ist möglich, daß die Genitalloben dort, wo die Hamuli posteriores unverzweigt sind, der Valvula vulvae bei der Copulation als Unterlage dienen, während die Hamuli posteriores durch Druck mit den umgebogenen Enden sie festhalten. Wo aber zweiästige Hamuli posteriores entwickelt sind, scheinen mir diese hauptsächlich, vielleicht allein, die Valvula festzuhalten. Hierzu sei folgendes angeführt: *Sympetrum striolatum* und *S. vulgatum* sind zwei einander sehr nahestehende Arten, die außer geringeren Färbungs- und Zeichnungsdifferenzen sich nur durch die Form der Valvula vulvae der Weibchen und die Hamuli posteriores der Männchen — nicht einmal durch die Form der Glans, die sonst bei *Sympetrum*-Arten stärker abändert — unterscheiden. Nun entspricht bei *S. striolatum* einem längeren Innenast des Hamulus eine kürzere Valvula vulvae, bei *S. vulgatum* einem kürzeren Innenast eine längere, weiter abstehende Valvula. Da sonst alles übereinstimmt, ergibt sich, daß die verschiedenen aber zueinander passenden Teile in Beziehung stehen, daß also die Hamuli posteriores bei der Copulation die Valvula vulvae erfassen.

Bei *Sympetrum*-Arten und mehreren anderen Libellulinen wird

die Glans vermutlich in zusammengeklapptem Zustande eingeführt, weil sie, wenn sie entfaltet wäre, den relativ engen weiblichen Genitalporus nicht passieren könnte. Die Ausstülpung der Glans erfolgt, wie ich glaube, in der Vagina und dient wohl hauptsächlich zur Befestigung. Durch Verringerung des Druckes im Innern des Penis würde eine sofortige Loslösung der Teile erfolgen. Nach meinen Versuchen an *Sympetrum* ist es nicht möglich, Tiere in copula zu töten, ohne daß sie sich voneinander lösen. Bei Zygopteren, weniger bei Aeschniden gelingt es schon eher, die Tiere nach dem Tode in der bei der Copulation eingenommenen Lage aufzubewahren, weil der Befestigungsmechanismus ein viel komplizierterer ist und weniger leicht und rasch gelöst werden kann. Wenn man bedenkt, daß die Libellen in copula schlechter fliegen können als im Prä- oder Postcopulastadium, so kann man die leichtere Lösbarkeit der Teile bei den Libelluliden als eine Schutzeinrichtung gegen Feinde ansehen.

Erwähnt sei, daß bei *Libellula*-Arten (*depressa*, *lydia* usw.) auch das 1. Segment ein Paar besonderer Anhänge am Sternit entwickelt hat, die wahrscheinlich bei der Befestigung in der Copula mitwirken. In gleichem Sinne werden Differenzierungen an den sternalen Teilen des Thorax bei *Raphismia* und *Chalcostephia* gedeutet. Eine Befestigung der Teile schlechthin erfolgt wohl allgemein deswegen, weil die Muskulatur des Weibchens bei der oft langen Dauer der Copulation ermüden würde.

Zum Schluß dieses Abschnittes seien einige Bemerkungen über die Dauer der einzelnen Zustände und die Beziehungen zum Fluge gemacht. Die Regel scheint folgende zu sein. Der Fang des Weibchens erfolgt im Fluge; dann lassen sich die Tiere nieder, und es erfolgt die Befestigung der Analanhänge sowie, falls dies noch nicht geschehen, die Übertragung des Spermas auf das Begattungsorgan; die Copulation geschieht selten im Fluge. Bei *Libellula quadrimaculata* und *L. depressa* wickelt sich alles sehr rasch im Fluge ab. Die Zygopterenmännchen lassen sich nach dem Fang des Weibchens nieder, und alles übrige erfolgt meist in der Ruhe. *Aeschna*, *Brachytron*, *Orthetrum*, *Sympetrum* setzen sich nur während der Copula nieder, alles übrige erfolgt im Fluge. *Onychogomphus forcipatus* scheint sich bei der Begattung ähnlich zu verhalten wie *Libellula quadrimaculata*, nur dauert die eigentliche Copula länger, und die Tiere fliegen dabei manchmal sehr hoch in die Luft. Bei *Ischnura elegans* sah ich einmal alle Vorgänge vom Fang des Weib-

chens bis zur Copula an einem Pärchen; das Ganze dauerte bis zum Beginn der Copula nach meiner Schätzung etwa eine Viertelminute. Sonst dauert die Präcopula länger, besonders bei *Lestes*-Arten. Die Übertragung des Spermas auf das Begattungsorgan erfolgte nach meinen Beobachtungen in der Regel nicht im Fluge.

Viele Libellen fliegen in Copula umher, ohne sich zu trennen, außer den oben genannten *Libellula*-Arten und *Onychogomphus forcipatus* noch z. B. *Ischnura elegans*, wenn sie aufgescheucht wird. Andere trennen sich unter Beibehaltung der Befestigung am weiblichen Prothorax erst bei raschem Fluge, z. B. *Platynemis pennipes*.

Die Eiablage erfolgt bei den meisten Agrioniden (Ausnahme z. B. *Ischnura elegans* [ob allgemein?] und gelegentlich *Lestes viridis*) und bei *Sympetrum*, (ausgenommen z. B. *S. flaveolum* [ob allgemein?]) im Postcopulastadium, d. h. die Männchen haben noch mit den Analanhängen das Weibchen am Prothorax oder Kopf gefaßt. Außer bei *Lestes sponsa*, von der das schon längst bekannt ist¹⁾, beobachtete ich bei *Erythromma najas*, wie ein Pärchen zur Eiablage im Postcopulastadium unter Wasser tauchte. Sonst taucht nur das Weibchen mit dem Abdomen gelegentlich bei der Eiablage unter Wasser; bei *Agrion lindeni* und anderen Agrioniden nimmt das Männchen dabei eine merkwürdige, ziemlich vertikale Stellung ein; das Abdomen wird vollkommen gestreckt, die Beine angezogen und die Flügel nach hinten zusammengelegt. Bei *Sympetrum flaveolum* beobachtete ich Eiablage über trockenem, allerdings mit Sumpfpflanzen bewachsenem Boden. Die glatten, kugligen bis ovalen Eier, die sich hernach dunkel färben und wohl eine harte Schale bekommen, werden, wie ich an frisch gelegten Eiern von *S. sanguineum* feststellte, sehr leicht vom Wind davongetragen. Als Verbreitungsmittel kommt diese Eigenschaft kaum in Frage.

Zusammenfassung der morphologischen und systematischen Ergebnisse; Schlußwort.

Die interessanteste Frage über den Begattungsapparat der Libellen knüpft sich an seine Entstehung. BACKHOFF (1910) kommt durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Agrion* zu dem

¹⁾ cf. v. SIEBOLD (1841), Über das Eierlegen der *Agrion forcipula* (= *Lestes sponsa*).

Ergebnis, daß der Apparat, besonders der Penis, keine Beziehungen zu Abdominalextremitäten ausgestorbener Vorfahren hat; auch HEYMONS (1896) hält dies für unwahrscheinlich. Aber wie ist er entstanden? Es muß doch irgendein Gebilde zuerst dagewesen sein, das ursprünglich eine beliebige Funktion haben konnte und erst nachher seine Funktion änderte, indem es sich als Spermaüberträger geeignet erwies, sich entsprechend umgestaltete und vervollkommnete. Man kann sich die Entstehung der Begattungsorgane der Libellen, so isoliert vom Genitalporus, nicht ohne nachträglichen Funktionswechsel vorstellen.

Wie BACKHOFF aus HANDLIERSCH's (1906—1908) Angaben über die fossilen Libellen festgestellt hat, geben diese bisher nur wenig Aufschluß über die Art der Entstehung des Begattungsapparats. Jurassische Libellen zeigen den Apparat schon entwickelt; aus der Trias und dem Perm sind weder Odonaten noch Verwandte von ihnen bekannt geworden. Die vermutlichen Ahnen aus dem Carbon, die Protodonaten, sind fast nur in Flügelresten erhalten, und die Vorfahren dieser, die Paläodictyopteren, haben noch die Abdominalextremitäten.

Wenn diesen beiden Methoden, der Untersuchung der Entwicklungsgeschichte und der Fossilien, gegenüber die vergleichende Anatomie jene Frage der Lösung einige Schritte näher bringen kann, so scheint mir zur Zeit auf Grund der morphologischen Befunde folgende hypothetische Vorstellung von der Entstehung jener Organe die wahrscheinlichste.

Als ursprünglicher Bestandteil des 2. und der nächstfolgenden Sternite hat der Caudalfortsatz zu gelten. Bei den Zygopteren ist er nachträglich, ausgenommen am 2. Segment der Männchen (Penis), geschwunden. Bei den Anisopteren findet er sich regelmäßig am 3. und 4., häufig auch am 5. Sternit, beim Weibchen ferner am 2., beim Männchen als Ligula am 2. Sternit ausgebildet. Der Caudalfortsatz dient an typischen Segmenten vielleicht zum Schutz der weichen Verbindungshaut zwischen zwei aufeinanderfolgenden Sterniten; jedenfalls kommt ihm, wenn überhaupt noch, eine Funktion zu, die mit der Begattung nicht direkt zusammenhängen kann. Ich nehme an, daß der Caudalfortsatz auch am 2. Segment der Männchen ursprünglich ähnlich ausgebildet war wie an den nachfolgenden Segmenten.

Die Copulation, so stelle ich mir vor, fand einst in der Weise statt, daß das Männchen mit seinen Analanhängen das Weibchen am

Prothorax ergriff, worauf letzteres seine Geschlechtsöffnung direkt an die des Männchens anlegte. Dazu war aber eine sehr starke Umbiegung des weiblichen Abdomens in ventraler Richtung nötig, und zwar besonders an der Basis und der Mitte zu, denn die letzten Segmente müssen, damit die Geschlechtsöffnungen gegeneinander zu liegen kommen, eher dorsalwärts umgebogen werden. Diese starke Umbiegung des weiblichen Abdomens mußte ein Nachteil für das Zustandekommen der Copulation sein, und diejenigen Tiere, die einen Modus einer geringeren Umbiegung des weiblichen Abdomens fanden, mußten den anderen gegenüber im Vorteil sein.

Ein solcher Modus bestand nun, wie ich mir vorstelle, darin, daß das Männchen auf den Caudalfortsatz des 2. Segments das Sperma brachte, das dann bei der Begattung von hier aus auf den Genitalporus des Weibchens übertragen wurde. Dieser Modus mag in der Weise entstanden sein, daß das Männchen bei seinen Bemühungen, das Abdomen des Weibchens zum Zwecke der Copulation umzubiegen, sein Abdomen umbog und dabei mit seinem Genitalporus den Caudalfortsatz des 2. Segments streifte. Dabei mag Sperma an den Caudalfortsatz gekommen sein, und bei den weiteren Bemühungen, die weibliche Geschlechtsöffnung an die männliche zu bringen, mag der weibliche Genitalporus den Caudalfortsatz des 2. Segments des Männchens berührt und Sperma aufgenommen haben. Daß gerade der Caudalfortsatz des 2. Segments für die Aufnahme des Spermas und weiterhin für seine Übertragung auf das Weibchen geeignet war, ergibt sich aus seiner Lage. Die ventral-caudale Richtung seines distalen Endes ermöglichte eine Einführung in den weiblichen Genitalporus eher als ein oral gerichteter Fortsatz. Der Caudalfortsatz am zweiten Segment — und nicht an einem der weiter caudal gelegenen — war deswegen geeignet, weil bei der Übertragung des Spermas das männliche Abdomen und bei der Copulation das weibliche am wenigsten gekrümmt zu werden brauchte. Am 1. Sternit ist bei rezenten Formen kein Caudalfortsatz entwickelt. Bei Formen mit relativ kurzem Abdomen (Libellulinen) besteht tatsächlich die Tendenz, den Begattungsapparat oralwärts zu verschieben, indem die weiblichen Teile bei der Copulation am 1. Segment und am Thorax befestigt werden; auch reicht hier der Penis weiter oralwärts als bei den in dieser Hinsicht primitiven Aeschniden, was erst durch Reduktion der im Wege stehenden Ligula möglich war.

Die Anhänge, die außer dem Homologon des Caudalfortsatzes

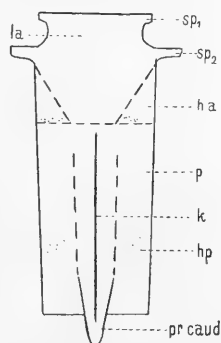
an der Zusammensetzung des Begattungsapparats sich beteiligen, sind bei Annahme obiger Hypothese als sekundäre Bildungen zu betrachten. Sie dienen sämtlich einer Vervollkommnung hinsichtlich der Spermaübertragung und Befestigung der weiblichen Anhänge, ebenso wie die abgeleiteten Formen des Caudalfortsatzes.

Die primitivsten Verhältnisse zeigt im allgemeinen *Epiophlebia superstes*. Die Hartgebilde am 2. Sternit sind durch eine Reihe von quer, längs und schräg verlaufenden Nähten entstanden zu denken, wie das in Textfig. Z zum Ausdruck kommt. Eine quer-verlaufende Naht mag zunächst aufgetreten sein und Lamina anterior plus Hamuli anteriores von den caudal gelegenen Partien getrennt haben; nachträglich entstand eine starke Einsenkung der letzteren (Fenestra), wie sie sich bei den heutigen Zygopteren und Anisopteren verbreitet findet. Es mögen sich dann im vorderen Teile des Sternits 2 schräg verlaufende Quernähte gebildet haben, von denen lateral

Textfig. Z.

Schema der Entwicklung der Hartgebilde des 2. Sternits der Männchen.

sp_1 , sp_2 vordere, hintere Spangen. la Lamina anterior. ha Hamuli anteriores. r Rahmen. k Längskiel des pr caud Processus caudalis. hp Hamuli posteriores. Die am typischen Sternit vorhandenen Teile sind durch ausgezogene Linien angegeben; die neugebildeten Nähte sind gestrichelt, die Anlagen der Hamuli punktiert.



je eine Ausstülpung, die Hamuli anteriores, entstanden. Die einfache trapezförmige Lamina anterior, wie sie bei *Epiophlebia* vorkommt, ist als primitiv anzusehen; der mediane Einschnitt ist sekundär entstanden. Die Bildung der vorderen medianen Einsenkung bei *Phyllopetalia* halte ich für eine Konvergenzerscheinung zu dem gleichen Auftreten bei Zygopteren. Ebenfalls als konvergente Bildungen bei Zygopteren und Anisopteren sind die Lamina batilliformis und der Processus furculiformis zu betrachten, weil sie bei *Epiophlebia* nicht nachzuweisen waren. Der den Zygopteren und Anisopteren gemeinsame Vorfahr hat sicherlich anders ausgesehen als *Epiophlebia*, und es ist sehr wohl möglich, daß der Zweig *Epiophlebia* für sich im Stammbaum viel tiefer anzusetzen ist (phyletisch viel älter ist) als die Spaltung in Zygopteren und Anisopteren; dann könnten Lamina batilliformis und Processus furculiformis phyletisch erst nach der

Bildung des Zweiges *Epiophlebia* bei den Vorfahren der Zygopteren und Anisopteren vor deren Spaltung aufgetreten sein und wären je in beiden Subfamilien homolog; bei Gomphinen und Cordulegasterinen wäre dann die Lamina batilliformis nachträglich verloren gegangen. Vielleicht gelingt es noch, bei *Epiophlebia* unter Anwendung des Macerationsverfahrens jene Gebilde nachzuweisen. Wenn es zutrifft, daß der Processus liguloides bei *Epiophlebia* nicht als Penis fungiert, so ist diese Funktion ähnlich wie bei den Anisopteren nachträglich durch sekundäre Anhänge (Hamuli posteriores oder Anhang des 3. Sternits) übernommen worden. Die Entstehung von Zygopteren-Penis und Ligula ist so zu denken, daß in der oralen Verlängerung der Seitenränder des Caudalfortsatzes 2 breite Längsnähte entstanden, wodurch dieser Caudalfortsatz etwas von seiner Umgebung gelockert wurde. In diesem Stadium erscheint derselbe bei *Epiophlebia*. Eine größere Beweglichkeit erhielt der Caudalfortsatz erst, als er an den Seiten von dem Rahmen sich gänzlich abschnürte, so daß er nur in seinem oralen Teile noch mit diesem verwachsen war, und als außerdem zwei Quernähte den Rahmen an den seitlichen Teilen trennten, so daß bei einer Bewegung des Vorderrahmens gegen den Hinterrahmen der Caudalfortsatz die Bewegung des vorderen Rahmens mitmachte. Der Längskiel des Zygopterenpenis und der Ligula ist aus dem Längskiel typischer Sternite oder dem caudalen Teil desselben hervorgegangen; bei Gomphinen, Chlorogomphinen und Libelluliden ist er sekundär geschwunden. Unter den Glandes bei den Zygopteren sind die einfachsten als primitiv anzusehen. Aber es ist auch möglich, daß bei einigen sekundär eine Vereinfachung eingetreten ist, z. B. vielleicht bei den *Lestinae*. Bei den meisten übrigen Zygopteren kann man eine Grundform annehmen, die der von *Euphaea* und *Heteragrion* ähnlich gesehen haben mag. Bei den Hamuli anteriores und posteriores ist nicht leicht zu sagen, welche Form sie vermutlich ursprünglich gehabt haben; die komplizierten Formen der Hamuli anteriores bei Aeschninen (exkl. *Phyllopetalia*) und Gomphinen und der Hamuli posteriores bei Libelluliden sind zweifellos sekundär entstanden; auch die beiden Hamulipaare von *Epiophlebia* sind wahrscheinlich in ihrer Form nicht primitiv. Vielleicht ist die Ausbildung von äußeren und inneren Platten, wie sie bei Zygopteren und möglicherweise bei *Chlorogomphus* auftreten, sehr früh entstanden und nachträglich bei den meisten Anisopteren geschwunden. Primär ist dann vermutlich das Verhalten, wo die Größe der Platten etwa gleich ist wie bei *Euphaea* und, weniger ausgeprägt, bei *Rhinocypha*, *Cora*, *Hetaerina*.

Am 3. Sternit ist der ungegliederte Anhang als primitivste der bekannten Formen anzusehen. Die Einschnürung in 3 Glieder ist bei den Anisopteren sekundär entstanden.

Dies ist in großen Zügen die Entwicklung, die das 2. und 3. Segment der Männchen in der Phylogenese wahrscheinlich durchgemacht hat. Man darf nun annehmen, daß bei verwandten Formen eine gleiche oder ähnliche Entwicklung der einzelnen Teile erfolgt ist, und bis zu einem gewissen Grade der Wahrscheinlichkeit rückwärts schließen, daß dort, wo ähnliche oder gleiche Formenausbildung vorliegt, verwandtschaftliche Beziehungen bestehen, bis zu einem gewissen Grade der Wahrscheinlichkeit deswegen, weil nicht selten Konvergenzen auftreten, d. h. entfernter verwandte Formen sich sekundär in gleicher Weise umgebildet haben.

Die Entscheidung, ob Verwandtschaft oder Konvergenz vorliegt, ist nach den Befunden an nur einem Organ nicht mit Sicherheit zu treffen. Wenn hier versucht wird, aus dem Bau der Teile des 2. und 3. Segments einige Schlüsse auf die Verwandtschaft der Formen miteinander zu ziehen, so hatten die Ergebnisse der Untersuchungen über die Flügeladerung, die Larven, die Mundwerkzeuge usw. eine angemessene Berücksichtigung zu erfahren. Soweit mir die Literatur hierüber bekannt und zugänglich war, habe ich sie zu Rate gezogen. Herr Dr. F. Ris-Rheinau, der durch seine ausgedehnten Untersuchungen der Libellen in der mannigfachsten Hinsicht eine umfassende Übersicht besitzt, hatte die Freundlichkeit, in einem für mich sehr interessanten Briefwechsel mich auf strittige Fragen aufmerksam zu machen. Ich lasse nun das Wichtigste, was sich aus der Untersuchung des 2. und 3. Segments ergibt und auf die Verwandtschaft Bezug hat, folgen.

Sehr scharf sind die beiden Unterordnungen, die Zygopteren und Anisopteren, voneinander unterschieden, als Vertreter einer 3. Unterordnung Anisozygoptera (HANDLIRSCH) ist *Epiophlebia* aufzufassen.

Einen durchgreifenden Unterschied zwischen Calopterygiden und Agrioniden habe ich nicht gefunden. Die „Légions“ der Calopterygiden sind voneinander gut zu unterscheiden; nur *Lais* und *Hetaerina* passen weniger zu den übrigen Genera der Legion Calopteryx und stehen vielleicht schon etwas abseits. Eine Trennung der Calopterygiden in 3 Subfamilien, wie sie NEEDHAM (1903) vorgenommen hat, habe ich mit meinen Befunden nicht in Einklang bringen können. Anders ist es mit den „Légions“ der Agrioniden, von denen nur *Lestes* mit den Genera *Chlorolestes* und *Synlestes* eine Gruppe bilden,

die man als Subfamilie *Lestinae* bezeichnet hat. Diese *Lestinae* sind durch die Form der Glans und der Hamuli anteriores, weniger der Hamuli posteriores den anderen Agrioniden gegenüber, die man in der Subfamilie *Agrioninae* zusammengefaßt hat, charakterisiert. Unter diesen bildet die Legion Pseudostigma eine Gruppe für sich, welche durch zwei Merkmale, die zusammen auftreten müssen — die Form der Glans und der Hamuli anteriores — sich von den andern Agrioninen unterscheidet. Die übrigen „Légions“ der Agrioniden — Podagrion, Platycnemis, Protoneura, Agrion — sind gegenseitig nicht scharf abzutrennen. Allerdings bestehen einige Gruppen näher verwandter Genera, z. B. *Philogenia* — *Megapodagrion* — *Heteragrion* und *Nososticta* — *Disparoneura* — *Caconeura*. Eine spezielle Bemerkung: *Agrion lindeni* gehört, nach den Teilen des 2. Segments der Männchen zu urteilen, eher zu *Enallagma* oder *Erythromma* als zu den übrigen *Agrion*-Arten.

Über die Verwandtschaft der Subfamilien der Anisoptera untereinander vergleiche man bei Rıs (1909—1914) die Einleitung; besonders bemerkenswert ist nach meinen Befunden folgendes. Die Ableitung der Libelluliden von *Chlorogomphus*-ähnlichen Vorfahren findet eine Stütze in der ähnlichen Ausbildung der Lamina anterior und Lamina batilliformis, ferner bis zu einem gewissen Grade in der Form der Hamuli anteriores (*Didymops*) und des Penis (*Oxygastra*) bei Cordulinen und *Chlorogomphus*. Der Penis von *Chlorogomphus* ist wiederum dem von Cordulegasterinen recht ähnlich, und da die Lamina batilliformis bei einigen Cordulinen nicht nachgewiesen wurde — vielleicht weil die betreffenden Stücke zu juvenil waren —, so ist es nicht ausgeschlossen, daß auch die Cordulegasterinen noch verwandtschaftliche Beziehungen zu den Libelluliden haben.

Phyllopetalia apicalis ist nach den Grundzügen des Baues des 2. Segments eine Aeschnine. Völlige Übereinstimmung besteht in der Größe der Hamuli posteriores sowie der Ausbildung der Ligula (vgl. *Jagoria*), Ähnlichkeit in der Form der Lamina anterior und der Penisschale. Die Unterschiede beziehen sich nur auf Teile, die bei den einzelnen Aeschninengruppen auch verschieden sind (z. B. Öhrchen, Hamuli anteriores, Lamina batilliformis). Die Errichtung einer besondern Subfamilie für die Petaliagruppe hätte zur Folge, daß man sie mit den eigentlichen Aeschninen den andern Aeschniden gegenüberstellen müßte. Über die Verwandtschaft der Aeschninen untereinander vergleiche man E. M. WALKER (1912). Unter den Petalurinen scheint mir *Tachopteryx* den Aeschninen nahe zu stehen

und zwar wegen der großen Ähnlichkeit der rudimentären Lamina batilliformis und des Penis. Auch nach der Form des Außenlappens des Labiums der Larve erinnert *Tachopteryx* an die Gomphinen und Aeschninen, jedenfalls mehr als *Petalura*, von der mir 2. und 3. Segment der Männchen allerdings nicht vorlag. Ferner erscheinen mir *Phenes* und *Chlorogomphus* etwas nahe zu stehen wegen der Ähnlichkeit hinsichtlich der Lamina batilliformis, der Hamuli anteriores und des Penis; die Larven sind noch nicht bekannt.

Das System der Cordulinen ist in neuerer Zeit vor allem durch WILLIAMSON (1908) auf Grund einer Vergleichung des Flügelgeädern verbessert worden. Nach meinen Feststellungen am 2. und 3. Segment müßte noch beachtet werden, daß *Gomphomacromia* und *Synthemis* wahrscheinlich nahe verwandt sind; denn sie stimmen sehr überein in der Form der Hamuli anteriores und posteriores, des Penis, der Öhrchen und vor allem im Fehlen der Genitalloben. In Gruppe I (nach WILLIAMSON), von der ich 4 Genera untersuchte, sind die Teile des 2. und 3. Segments sehr gleichartig gebaut. Eine Untersuchung der betreffenden Teile der Cordulinen auf einer möglichst breiten Basis wird noch manche interessante Beziehung, vielleicht gar zu den Libellulinen, aufdecken.

Es folgt hier noch eine tabellarische Zusammenstellung der Hauptmerkmale der größeren Gruppen:

- A. **Anisozygoptera.** Vordere Teilungslinie angedeutet. Lamina anterior ohne Einschnitt. Processus liguloideus dem Caudalfortsatz typischer Segmente ähnlich. Rahmen aus einer vermutlich ringartig geschlossenen breiten Spange bestehend, wenig eingesenkt. Hamuli posteriores sehr lang. Anhang des 3. Sternits ungegliedert, ohne weiches Chitin am distalen Ende.
- B. **Zygoptera.** Vordere Teilungslinie fehlt; selten öhrchenartige Bildungen. Lamina anterior median eingeschnitten. Hamuli anteriores mit äußeren und inneren Platten, oft mit der Lamina anterior verwachsen. Lamina batilliformis als V- oder Y-förmige Verdickung ausgebildet, mit Borsten; Vorderrahmen oralwärts konvex; sein Anhang als Penis mit Processus furculiformis, Längskiel und distaler Glans. Hamuli posteriores kurz. Der Anhang des 3. Sternits eine ungegliederte Samenkapsel regelmäßig mit weichen Partien am distalen Ende.
 - 1. **Calopterygidae.** Penisstiel am distalen Ende meist mit Haaren, Borsten oder Stacheln. Hamuli anteriores meist vollkommen dunkel gefärbt; Hamuli posteriores meist blatt-

artig. Glans mit umgeklapptem distalem Teil, an dem paarige Anhänge stehen. Die Samenkapsel distalwärts meist stark verschmälert, fast nur im distalen Teil und auf der Dorsalseite (an der Anheftung) hell gefärbt.

2. *Agrionidae*. Penisstiel selten mit Borsten. Glans sehr verschieden. Samenkapsel in der Regel nur wenig distal verschmälert.

- a) *Lestinae*. Äußere Platten der Hamuli anteriores caudalwärts stark vorgezogen. Glans ohne ventral-oralwärts umgeklappten Teil (höchstens mit einer am Ende gegabelten Borste), ohne deutlichen Grenzfleck. Hamuli posteriores blattartig. Auf dem Hinterrahmen stehen Härchen.

- [b) *Pseudostigmatinae*. Die inneren Platten der Hamuli anteriores überragen caudalwärts die äußeren, außerdem die Glans mit einem meist sehr langen, medianen, faden- oder peitschenartigen Fortsatz.]

- c) *Agrioninae*. Hamuli posteriores meist zapfenartig und behaart.

C. **Anisoptera**. Vordere Teilungslinie als gelegentlich median unterbrochene Leiste entwickelt; häufig Öhrchen vorhanden. Hamuli anteriores in der Regel ohne innere Platten. Vorderahmen oralwärts konkav; sein Anhang als Ligula mit Processus furculiformis, ohne Glans. Hamuli posteriores mittelgroß bis groß. Der Anhang des 3. Sternits als 3gliedriger Penis mit distaler Glans ausgebildet.

1. *Aeschnidae*. Öhrchen nur ganz ausnahmsweise fehlend, mit Zähnchen. Ohne echte Genitalloben. Hamuli anteriores meist gut ausgebildet. Hamuli posteriores nicht zweiästig¹⁾. Hinterrahmen selten reduziert.

- a) *Petalurinae*. Ligula lang, mit Längskiel, distal abgerundet. Hamuli anteriores plattig. Hamuli posteriores lang. Lamina batilliformis vorhanden, verschieden.

- b) *Aeschninae*. Ligula kurz, mit Längskiel. Hamuli anteriores kurz, verschieden. Hamuli posteriores ziemlich kurz, mit dem distalen Ende nicht caudalwärts gerichtet. Lamina anterior groß, tief median eingeschnitten. Lamina batilliformis als zwei mit zahlreichen Borsten dicht besetzte Chitinplättchen ausgebildet.

1) cf. Fußnote auf S. 154.

- c) *Cordulegasterinae*. Ligula lang, mit Längskiel, am Ende zweilappig. Hamuli anteriores mächtige Platten. Lamina anterior caudal ohne scharfe Grenze, nicht median eingeschnitten. Lamina batilliformis fehlt. Hamuli posteriores lang.
 - d) *Gomphinae*. Ligula ohne Kiel. Hamuli anteriores mächtig, stabförmig, am distalen Ende verschieden differenziert. Lamina batilliformis fehlt. Hamuli posteriores lang.
 - e) *Chlorogomphinae*. Ligula mittellang, mit medianer Vertiefung, am Ende zweilappig. Lamina batilliformis eine bogenförmig gekrümmte Spange. Hamuli posteriores lang.
2. *Libellulidae*. Meist mit Genitalloben. Hamuli anteriores nur schwach ausgebildet. Ligula ohne Längskiel. Hamuli posteriores sehr verschieden, oft zweiästig. Hinterrahmen vielfach reduziert.
- a) *Cordulinae*. Öhrchen vorhanden (bei *Hemicordulia* nur angedeutet). Die Basalstücke der Hamuli anteriores durch eine Naht oder irgendeinen dunklen Kontur von der Lamina anterior getrennt.
 - b) *Libellulinae*. Keine Öhrchen. Genitalloben regelmäßig vorhanden. Ligula sehr stark reduziert. Hinterrahmen nur als zwei lateral und caudal von der Basis der Hamuli posteriores liegende Spangen ausgebildet. An der Lamina anterior, in deren Bildung mit großer Wahrscheinlichkeit die Basalstücke der stark reduzierten Hamuli anteriores (und die Lamina batilliformis) aufgegangen sind, sind keine Grenzkonturen zu sehen.

Am Schlusse dieser Arbeit angelangt, ist es mir eine angenehme Pflicht, allen denen, die sie förderten, meinen herzlichen Dank zu sagen. Hervorgehoben sei Herr Geheimrat Prof. Dr. LUDWIG †, der mir das Thema auf Anregung von Herrn Prof. Dr. VOIGT zur Bearbeitung am Zoologischen und vergleichend-anatomischen Institut der Universität Bonn überwies. Beiden Herren, insbesondere letzterem, bin ich für die rege Anteilnahme und viele Ratschläge zu großem Dank verpflichtet. Ferner gebührt den Herren Privatdozenten der Zoologie in Bonn mein ganz besonderer Dank, vor Allem Herrn Dr. W. J. SCHMIDT für manchen Ansporn, sein reges Interesse und zahlreiche Ratschläge bei der Untersuchung sowohl wie bei der Anfertigung der Zeichnungen. Herr Dr. O. LE ROI in Bonn verpflichtete mich außer durch

Überlassung von Material und Literatur durch viele Ratschläge und Angaben von Fundorten von Libellen der Bonner Umgebung zu verbindlichstem Dank. Endlich sei mein wärmster Dank Herrn Dr. F. RIS-Rheinau gesagt, der mir nicht nur so manches kostbare Stück seiner Sammlung überließ und sich der Mühe unterzog, einen großen Teil meines Materials auf die Richtigkeit der Determination und der Namen nachzuprüfen, sondern mir auch sehr viele Ratschläge und wertvolle Mitteilungen machte und einige seiner Arbeiten übersandte. Herrn Prof. Dr. HESSE sei für die Ratschläge bei der Drucklegung dieser Arbeit mein herzlicher Dank ausgesprochen.

Literaturverzeichnis.

- BACKHOFF, PAUL, 1910, Die Entwicklung des Copulationsapparates von Agrion. Ein Beitrag zur postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Odonaten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 95, p. 647—706, 1 Taf., 29 Figg.
- BURMEISTER, H., 1839, Handbuch der Entomologie, Vol. 2, p. 807 f.
- CALVERT, P. P., 1893, Catalogue of the Odonata of the vicinity of Philadelphia with an introduction to the study of this group of Insects, in: Trans. Amer. entomol. Soc., Vol. 20, p. 152 a—272, tab. 2, 3.
- , 1911, Studies on Costa Rican Odonata I. — The larva of Cora, in: Entomol. News, Vol. 22, p. 49—64, 2 Taff.
- GODDARD, MARTHA FREEMAN, 1896, On the second abdominal segment in a few Libellulidae, in: Proc. Amer. phil. Soc. Philadelphia, Vol. 35, No. 152, p. 205—211—213, 2 Taf.
- HAGEN, H. A., 1880, Kiemenüberreste bei einer Libelle [Euphaea], in: Zool. Anz., Jg. 3.
- Handbuch der Entomologie, herausgegeben von Prof. Dr. CHR. SCHRÖDER, Jena, Liefg. 1—4.
- HANDLIRSCH, A., 1903, Zur Morphologie des Hinterleibes der Odonaten, in: Ann. naturh. Hof-Mus. Wien, Vol. 18, p. 117—122, 13 Figg.
- , 1904, Bemerkungen zu der Arbeit des Herrn Prof. Dr. HEYMONS über die Abdominalanhänge der Libellen, *ibid.*, Vol. 19, p. 59—63.
- 1906—1908, Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Palaeontologen und Zoologen. Leipzig, XII+1430 pp., 62 Taff., 14 Figg.
- HEYMONS, R., 1896, Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeren, in: Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1896, Anhang (66 pp.).

- HEYMONS, R., 1896, Über die abdominalen Körperanhänge der Insekten, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 16, No. 24, p. 854—864 (p. 856).
- , 1904, Die Hinterleibsanhänge der Libellen und ihrer Larven, in: *Ann. naturh. Hof-Mus. Wien*, Vol. 19, p. 21—58, 1 Taf., 11 Figg.
- INGENITZKY, J., 1893, Zur Kenntnis der Begattungsorgane der Libelluliden, in: *Zool. Anz.*, Jg. 16, p. 405—407, 2 Figg.
- KIRBY, W. F., 1890, A synonymic catalogue of Neuroptera Odonata or Dragonflies. With an appendix of fossil species, x+202 pp., London.
- KOLBE, H. J., 1893, Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin, p. 327 f.
- MARTIN, RENÉ, 1906—1909, Cordulines, in: *Coll. zool. SELYS LONGCHAMPS Fasc. 17*, 98 pp., 3 Taff., 102 Figg.
- , 1908—1909, Aeschnines, *ibid.*, Fasc. 18—20, 223 pp., 6 Taff., 219 Figg.
- NEEDHAM, JAMES G., 1903, A genealogic study of Dragonfly wing venation, in: *Proc. U. S. nation. Mus.*, Vol. 36, p. 703—764, tab. 31—54.
- RATHKE, M. H., 1832, *Miscellanea anatomico-physiologica*, Fasc. 1, De libellarum partibus genitalibus. Regimonti, 38 pp., 3 Taff.
- RÉAUMUR, R., 1734—42, *Mémoires pour servir à l'histoire des insectes*, Vol. 6.
- RIS, FR., 1896, Untersuchung über die Gestalt des Kaumagens bei den Libellen und ihren Larven, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 9, Syst., p. 596 bis 624, 14 Figg.
- , 1905, Oviposition in Cordulegaster, in: *Entomol. News*, Vol. 16, p. 113 f.
- , 1909, Odonata, Heft 9 aus: *Süßwasserfauna Deutschlands von A. BRAUER*, Jena, 67 pp., 79 Figg.
- , 1909—1914, Libellulinen, monographisch bearbeitet, in: *Coll. zool. SELYS-LONGCHAMPS*, Fasc. 9—16, 1042 pp., 8 Taf., 604 Figg.
- , 1910, Kopulationsmarken bei Libellen, in: *Deutsch. entomol. National-Bibl.*, Vol. 1, Nr. 9 u. 10, 7 pp.
- , 1912, Odonaten von Java und Krakatau, in: *Tijdschr. Entomol.* Vol. 55, p. 157—183, tab. 6—8.
- , 1912 a, Neue Libellen von Formosa, Südchina, Tonkin und den Philippinen, in: *Suppl. Entomol.*, 1912, No. 1, p. 44—85, tab. 3 bis 5, 31 Figg.
- DE ROCQUIGNY ADANSON, G., 1903, Accouplement de Névroptères [*Pyrhosoma minium*], in: *Bull. Soc. entomol. France*, 1903, p. 227.
- ROESEL, R., 1749, *Insektenbelustigungen*, Vol. 2. Der Wasserinsekten II. Classe.
- LE ROI, O., 1908, Beiträge zur Libellen-Fauna der Rheinprovinz, in: *SB. naturh. Ver. preuß. Rheinl.-Westfalen 1907 E*, p. 80—87.

- DE SELYS-LONGCHAMPS, EDM. et H. A. HAGEN, 1850, Revue des Odonates, Bruxelles et Leipzig, XXII + 408 pp., tab. 1—11 (p. 334—354).
- , 1854, Monographie des Caloptérygines, in: Mem. Soc. Roy. sc. Liège, Vol. 9, XI + 291 pp., tab. 1—14.
- , 1858, Monographie des Gomphines, *ibid.*, Vol. 11, p. 257—720, tab. 1—23.
- DE SELYS-LONGCHAMPS, EDM., 1840, Monographie des Libellulidées d'Europe. Paris et Bruxelles, 220 pp., 4 tab. (p. 18 f.).
- , Synopsis des Caloptérygines, in: Annexe aux Bull. Acad. Sc. Bruxelles, 1853—1854, p. 3—73. 4 Additions: 1. *ibid.* 1859 (2), Vol. 7, p. 437—451; 2. *ibid.*, 1869 (2), Vol. 27, p. 645—680; 3. *ibid.*, 1873 (2), Vol. 35, p. 469—519; Vol. 36, p. 610—619; 4. *ibid.*, 1879 (2), Vol. 47, p. 349—409.
- , Synopsis des Gomphines, in: Bull. Acad. Sc. Bruxelles, 1854 (2), Vol. 21, p. 23—112. 4. Additions: 1. *ibid.*, 1859 (2), Vol. 7, p. 530—552; 2. *ibid.*, 1869 (2), Vol. 28, p. 168—208; 3. *ibid.*, 1873 (2), Vol. 35, p. 732—774, Vol. 36, p. 492—531; 4. *ibid.*, 1878 (2), Vol. 46, p. 408—471, 658—698.
- , Synopsis des Agrionines, 1re légion Pseudostigma, *ibid.*, 1860 (2), Vol. 10, p. 9—27; dernière légion Protoneura, *ibid.*, p. 431—462; 2me légion Lestes, *ibid.*, 1862 (2), Vol. 13, p. 288—338; 3me légion Podagrion, *ibid.*, 1862 (2), Vol. 14, p. 5—44, 4me légion Platynemis, *ibid.*, 1863 (2), Vol. 16, p. 147—176; 5me légion Agrion, genre Argia, *ibid.*, 1865 (2), Vol. 20, p. 375—417; 5me légion Agrion, genre Agrion, *ibid.*, 1876 (2), Vol. 41, p. 247—322, 496—539, 1233—1309; Vol. 42, p. 490—531, 952—991; 5me légion Agrion, genres Telebasis, Argioenemis et Hemiphlebia, *ibid.*, 1877 (2), Vol. 43, p. 97—159.
- , 1885, Programme d'une revision des Agrionines, in: CR. Soc. entomol. Belg., (3) No. 66, p. CXXI—CXLVI.
- , 1889, Palaeophlebia, nouvelle légion de Caloptérygines suivi de la description d'une nouvelle Gomphine du Japon: Tachopteryx Pryeri, *ibid.*, (3) No. 116, p. CLIII—CLIX.
- V. SIEBOLD, C. TH., 1838, Über die Begattung der Libellen, in: Arch. Naturgesch., Jg. 4, Bd. 1, p. 375 f.
- , 1840, Über die Fortpflanzungsweise der Libelluliden, in: GERMAR'S Ztschr. Entomol., Vol. 2, p. 421—438.
- , 1841, Über das Eierlegen der Agrion forcipula, in: Arch. Naturgesch., Jg. 7, Bd. 1, p. 205—211.
- SWAMMERDAM, 1735, Bibel der Natur, p. 90.
- THOMPSON, OLIVER S., 1908, Appendages of the second abdominal segment of male Dragon Flies (Order Odonata), in: Bull. New York State Museum, No. 124 [61st ann. Rep. N. Y. State Mus., Vol. 2], p. 249—263, 12 Figg.

- TILLYARD, R. T., 1909, Studies in the life-histories of Australian Odonata. I. The life-history of *Petalura gigantea* LEACH, in: Proc. Linn. Soc. New South Wales, Vol. 34, p. 256—267, tab. 24, 1 Fig.
- , 1910, Monograph of the genus *Synthemis*, *ibid.*, Vol. 35, p. 312—377, 5 Taff., 13 Figg.
- TÜMPEL, R., 1901, Die Geradflügler Mitteleuropas, Eisenach.
- VAN DER WEELE, H. W., 1906, Morphologie und Entwicklung der Gonapophysen der Odonata, in: Tijdschr. Entomol., Vol. 49, p. 99—198, 3 Taff.
- WALKER, E. M., 1912, The North American Dragonflies of the genus *Aeshna*, in: University of Toronto Studies, Biol. Series, VIII + 213 pp., tab. 1—28.
- WILLIAMSON, E. B., 1889, A note on copulation among Odonata, in: Entomol. News, Vol. 10, No. 2, Febr., p. 42 f.
- , 1901, On the manner of oviposition and on the nymph of *Tachopteryx thoreyi* (Order Odonata), *ibid.*, Vol. 12, No. 1, p. 1—3, tab. 1.
- , 1906, Copulation of Odonata, *ibid.*, Vol. 17, p. 143—148. — Note by PHILIP P. CALVERT, p. 148—150, 1 Taf.
- , 1908, A new Dragonfly belonging to the Cordulinae, and a revision of the classification of the Subfamily, *ibid.*, Vol. 19, p. 428—434, 1 Taf., 3 Figg.
-

Erklärung der Abbildungen.

<i>ar</i> Außen(Lateral-)rand der Lamina anterior	<i>lobgen</i> Genitallobus
<i>au</i> Öhrchen	<i>pl</i> Pleuralfalte
<i>bh</i> Basalstück des Hamulus anterior	<i>prfure</i> Processus furculiformis
<i>fvr</i> Vorderrahmen	<i>rbat</i> Rudiment der Lamina batilliformis (Anisopteren)
<i>hhr</i> Hinterrahmen	<i>sk</i> Samenkapsel
<i>gl</i> Glans	<i>sp</i> ₁ vordere, <i>sp</i> ₂ hintere Spangen des Sternits bzw. der Lamina anterior
<i>ha</i> Hamulus anterior	<i>ste</i> _{1,2} 1., 2. Sternit
<i>hF</i> hinteres Feld des Tergits	<i>sti</i> Stigma
<i>hp</i> Hamulus posterior	<i>te</i> _{1,2} 1., 2. Tergit
<i>k</i> Längskiel	<i>vF'</i> vorderes Feld des Tergits
<i>la</i> Lamina anterior	<i>vmE</i> vordere mediane Einsenkung
<i>ibat</i> Lamina batilliformis (Zygopteren)	<i>zpen</i> Zygopteren-Penis
<i>lig</i> Ligula	

Tafel 9.

Fig. 1. *Agrion pulchellum* VANDERL. ♂. Ventralansicht des 2. und 3. Sternits mit anhängenden Teilen der zugehörigen Tergite und des 1. Segments. Die Glans des Penis ist unter der Samenkapsel verborgen, nur die distalen Fäden (*f*) schauen (links) heraus. *vmE*, *fvr* und die inneren Platten (*ipl*) der Hamuli anteriores sind stellenweise durchschimmernd gezeichnet. 25:1. *x* Penistasche. *y* sternale Mulde.

Fig. 2. *Agrion pulchellum* VANDERL. ♂. Dasselbe wie in Fig. 1, jedoch von innen gesehen (Dorsalansicht). Teile von *ibat*, *zpen* und *sk* sowie der inneren Platten (*ipl*) der Hamuli anteriores sind durchschimmernd gezeichnet. Bei * kommuniziert das Lumen des Penis mit dem Blutraum des Körpers. 25:1.

Fig. 3—7. 2. Sternite von Anisopterenmännchen mit anhängenden Teilen des 2. Tergits und des 1. Segments, von der

Ventralseite gesehen; die linke (in den Figg. rechte) Seite des 2. Tergits ist mit dem Öhrchen eingezeichnet.

Fig. 3. *Tachopteryx thoreyi* HAGEN. Die vorderen Spangen sind nicht mit eingezeichnet. Die Basalstücke der Hamuli anteriores schimmern beiderseits durch die angrenzenden Tergiteile. 10:1. *x* muldenartige Vertiefung zwischen den Spangen des Processus furculiformis zur Aufnahme des 2. Penisgliedes.

Fig. 4. *Phyllopetalia apicalis* SELYS. Vom 1. Sternit nichts zu sehen; vielleicht fehlt auch das vordere Spangenpaar. 10:1. *x* bandförmige Chitinverdickung an den Hamuli anteriores. *y* genitallobenartige Vorwölbung des lateralen Tergitrandes.

Fig. 5. *Chlorogomphus magnificus* SELYS. 10:1. *m* dornartiger Höcker des Vorderrahmens. *n* Seitenrandverdickung des Tergits. *d* und *s* vgl. Text S. 133.

Fig. 6. *Anotogaster sieboldi* SELYS. 6:1.

Fig. 7. *Oxygastra curtisi* DALE. 14:1. *IA* Innenast. *AA* Außenast der Hamuli posteriores.

Fig. 8. *Epiophlebia superstes* SELYS. Ventralansicht der Abdominalbasis nach der trockenen unpräparierten Type Coll. SELYS. 6:1. *y* Vorwölbungen des lateralen Tergitrandes.

Fig. 9. *Epiophlebia superstes* SELYS. Das 2. Segment mit anhängenden Teilen des 1. und 3. Segments vom aufgeweichten Tier, schräg von hinten gesehen. Die Hamuli posteriores sind nach den Seiten etwas auseinandergelegt, um den Anhang (*a₃*) des 3. Sternits besser sichtbar zu machen. 11:1. *prlig* Processus liguloideus. *r* Rahmen.

Fig. 10. *Lestes virens* CHARP. Die Lage der Teile des männlichen Abdominalendes am weiblichen Prothorax (Praecopula). 12:1. ♂. IX. X 9., 10. Abdominalsegment. *appsup* Appendices superiores. *appinf* Appendices inferiores. *gon* Gonapophysen. ♀. 1, 2, 3 1., 2., 3. Beinpaar.

Fig. 11. *Ischnura elegans* VANDERL. Die Lage der Teile der männlichen Abdominalbasis (links) und der weiblichen Genitalien (rechts) während der Copulation. 25:1. ♂. (*f*) distale Fäden der Glans (durchschimmernd). *x* Penistasche. *y* sternale Mulde. * Öffnung des Penisrohres gegen den Blutraum des Körpers. ♀. *te_{8,9,10}* 8., 9., 10. Tergit. *gon ant* Gonapophyses anteriores. *gon med* Gonapophyses mediales. *valv* Valvae. *vag* Vagina.

Tafel 10.

Fig. 12—16. Lamina anterior, Hamuli anteriores und Lamina batilliformis bei Ventralansicht.

Fig. 12. *Euphaea formosa* SELYS. 25:1. *apl* äußere Platten. *ipl* innere Platten der Hamuli anteriores. *ir* Innenrand (medianer Einschnitt) der Lamina anterior.

Fig. 13. *Phenes raptor* RAMB. 12:1. Buchstabenerklärung im Text.

Fig. 14. *Didymops transversa* SAY. 16:1.

Fig. 15. *Cordulia aenea* L. 16 : 1.

Fig. 16. *Aeschnosoma forcipula* SELYS. 24 : 1.

Fig. 17. *Agriion pulchellum* VANDERL. ♂. Samenkapsel, Fenestra mit Penis und Hamuli posteriores von der rechten Seite gesehen. 32 : 1. *ch* Chitinverdünnung der Glans. *f* distale Fäden der Glans. *li* Lamina interna. *x* Penistasche. *y* sternale Mulde. Bei * steht das Penislumen mit dem Blutraum des Körpers in Verbindung.

Fig. 18. *Euphaea formosa* SELYS. ♂. Fenestra mit Penis und Hamuli posteriores bei Ventralansicht. 24 : 1. *b* Stacheln am distalen Ende des Penisstieles. *ch* Chitinverdünnung der Glans. *lm* Limbus membranosus. *x* Kiemenrudiment des 2. Segments in der linken Pleuralfalte.

Fig. 19—23. Penisse von Aeschniden, von der rechten Seite gesehen. Die Buchstaben sind im Text erklärt.

Fig. 19. *Tachopteryx thoreyi* HAGEN. 8 : 1.

Fig. 20. *Phenes raptor* RAMB. 8 : 1.

Fig. 21. *Chlorogomphus magnificus* SELYS. 12 : 1.

Fig. 22. *Anotogaster sieboldi* SELYS. 8 : 1.

Fig. 23. *Aeschna juncea* L. 12 : 1.

Fig. 24—30. Penisse von Cordulinen, von der linken Seite gesehen, nur in Fig. 28 das 3. Penisglied bei Ventralansicht. Buchstabenerklärung im Text.

Fig. 24. *Gomphomacromia paradoxa* BRAUER. 19 : 1.

Fig. 25. *Synthemis guttata* SELYS. 19 : 1.

Fig. 26. *Oxygastra curtisi* DALE. 19 : 1.

Fig. 27. *Didymops transversa* SAY. 19 : 1.

Fig. 28. *Epitheca bimaculata* CHARP. 19 : 1.

Fig. 29. *Cordulephya pygmaea* SELYS. 25 : 1.

Fig. 30. *Aeschnosoma forcipula* SELYS. 19 : 1.

Fig. 31—34. Penisspitze von *Sympetrum*-Arten, durch Druck auf die Penisschale auseinandergetrieben und in dieser Lage fixiert und gezeichnet. 19 : 1. Die Zahlen und Buchstaben sind im Text erklärt.

Fig. 31. *Sympetrum danae* SULZER, etwa Ventralansicht.

Fig. 32. *S. danae* SULZER. Ansicht von der linken Seite, schräg von hinten oben.

Fig. 33. *S. sanguineum* MÜLLER, etwa Ventralansicht.

Fig. 34. Dasselbe. Ansicht ähnlich wie in Fig. 32.

Fig. 35. Penis von *Leucorrhinia dubia* VANDERL., von der linken Seite gesehen. 12 : 1. Penisschale und 2. Penisglied durchscheinend gedacht, um Samenreservoir und Peniskanal (bei *s*) zu zeigen. Die übrigen Buchstaben und Zahlen sind im Text erklärt.

Fig. 36. *Orchithemis pulcherrima* BRAUER. Penis von der linken Seite gesehen. 25 : 1.

Fig. 37—39. Penisspitzen von Agrioniden (Legion Protoneura), etwa bei Ventralansicht.

Fig. 37. *Disparoneura mutata* SELYS. 45 : 1.

Fig. 38. *Selysioneura cervicornu* FÖRST. 36 : 1.

Fig. 39. *Palaemnema* sp. (Costarica). 45 : 1.

Tafel 11.

Penisspitzen von Zygopteren, in der Regel bei Ventralansicht dargestellt. Die Chitinverdickung der Glans und die Lamina interna sind vielfach durchscheinend gezeichnet. Die Figg. 40—52 beziehen sich auf Calopterygiden, die übrigen auf Agrioniden und zwar Fig. 53—59 auf *Lestinae*, 60—66 auf Legion Podagrion, 67—69 auf Legion Pseudostigma, 70—80 auf Legion Agrion, 81 und 82 auf Legion Platycnemis, 83, 84 und Fig. 37—39 der Tafel 10 auf Legion Protoneura.

Fig. 40. *Umma longistigma* SELYS. 25 : 1.

Fig. 41. *Sapho orichalcea gloriosa* SELYS. 25 : 1.

Fig. 42. *Mnais strigata* SELYS. 25 : 1

Fig. 43. *Phaon iridipennis* BURM. 25 : 1.

Fig. 44. *Neurobasis chinensis* L. 25 : 1.

Fig. 45. *Vestalis amoena* SELYS. 25 : 1.

Fig. 46. *Hetaerina macropus* SELYS. 25 : 1.

Fig. 47. *Baiadera indica* SELYS. 19 : 1.

Fig. 48. *Libellago* sp. (Nyang-Fluß, Kamerun). 25 : 1.

Fig. 49. *Rhinocypha quadrimaculata* SELYS. 25 : 1.

Fig. 50. *Diphlebia lestoides* SELYS. 19 : 1.

Fig. 51. *Thore procera* SELYS. 36 : 1.

Fig. 52. *Cora terminalis* McLACHL. 36 : 1.

Fig. 53. *Chlorolestes fasciata* BURM. 36 : 1.

Fig. 54. *Synlestes weyersi* SELYS. 36 : 1.

Fig. 55. *Lestes fuscus* VANDERL. 36 : 1.

Fig. 56. *Lestes viridis* VANDERL. 36 : 1.

Fig. 57. *Lestes sponsa* HANSEM., Ventralansicht. 36 : 1.

Fig. 58. Dasselbe. Von der linken Seite gesehen. 36 : 1.

Fig. 59. *Lestes dryas* KIRBY. 36 : 1.

Fig. 60. *Megapodagrion nebulosum* SELYS. 36 : 1.

Fig. 61. *Heteragrion erythrogastrum* SELYS. 36 : 1.

Fig. 62. *Philogenia* sp. (Rio Songo, Bolivia). 36 : 1.

Fig. 63. *Rhipidolestes aculeata* RIS. 36 : 1.

Fig. 64. *Wahnesia kirbyi* FÖRST. 36 : 1.

Fig. 65. *Argiolestes icteromelas* SELYS. Von der linken Seite gesehen. 36 : 1.

- Fig. 66. *Podopteryx roseonotata* SELYS. 25 : 1.
Fig. 67. *Megaloprepus caeruleatus* DRURY. 25 : 1.
Fig. 68. *Mecistogaster modestus* SELYS. 25 : 1.
Fig. 69. *Mecistogaster ornatus* RAMB. Von der linken Seite gesehen. 25 : 1.
Fig. 70. *Argia* sp. (Peru). 32 : 1.
Fig. 71. *Ischnura elegans* VANDERL. 32 : 1.
Fig. 72. *Enallagma cyathigerum* CHARP. 32 : 1.
Fig. 73. *Agrion mercuriale* CHARP. 32 : 1.
Fig. 74. *Agrion hastulatum* CHARP. 32 : 1.
Fig. 75. *Agrion puella* L. 32 : 1.
Fig. 76. *Agrion lindeni* SELYS. 45 : 1.
Fig. 77. *Erythromma najas* HANSEM. 32 : 1.
Fig. 78. *Pyrrhosoma nymphula* SULZER. 32 : 1.
Fig. 79. *Pyrrhosoma tenellum* DE VILLERS. 32 : 1.
Fig. 80. *Agriocnemis femina* BRAUER. 32 : 1.
Fig. 81. *Platycnemis pennipes* PALLAS. 32 : 1.
Fig. 82. *Calicnemis eximia* SELYS. 32 : 1.
Fig. 83. *Nososticta solida* HAGEN. 32 : 1.
Fig. 84. *Disparoneura* sp. (Madura, S.-Indien). 32 : 1.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels.¹⁾

Das Primordialcranium eines Embryos von
Globiocephalus melas (13,3 cm).

Von

Kurt Schreiber (Königsberg i. Pr.).

Mit Tafel 12–15 und 25 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Durch GAUFF'S grundlegende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Schädels der Wirbeltiere ist das Studium des Primordialcraniums ein modernes Thema geworden. Über das der Wale war bis 1912, in welchem Jahre mir mein hochverehrter Lehrer, Herr Geheimrat BRAUN, vorliegendes Thema zur Bearbeitung gab, so gut wie nichts publiziert worden. Als einziger wäre ESCHRICHT (9) zu erwähnen, dessen Untersuchungen sich hauptsächlich auf Bartenwale beziehen. In neuerer Zeit erschienen die Arbeiten von KÜKENTHAL (18) und BÖNNINGHAUS (1 u. 3). Arbeiten, die nur das Primordialcranium betreffen, bringt uns erst in den beiden letzten Jahren DE BURLET (4–6), der bereits 2 Zahnwal- und einen Bartenwalembryo-Kopf beschreibt.

1) Der vorliegenden Arbeit, welche Mitte Juli 1914 abgeschlossen und der Königsberger Philosophischen Fakultät als Dissertation eingereicht war, beabsichtigte der Verfasser weitere Untersuchungen über Entwicklung der Wale folgen zu lassen. Alle Pläne und wohlberechtigten Hoffnungen sind jedoch durch seinen wenige Tage später eingetretenen Tod mit einem Schlage vernichtet worden.

M. BRAUN.

Wie mir Herr Prof. KÜKENTHAL die große Güte hatte mitzuteilen, ist auch einer seiner Schüler mit der Untersuchung des Primordialcraniums von *Megaptera boops* beschäftigt.

Vorliegende Arbeit befaßt sich mit dem Primordialcranium eines Grindwalembryos (*Globiocephalus melas*) von 13,3 cm Totallänge. Um mir das Material zu meiner Arbeit möglichst frisch zu besorgen, begab ich mich auf Anregung von Herrn Geheimrat BRAUN in den Monaten Juli bis September 1912 auf eine Walfangstation der Färöer. Ich hatte gehofft, allerjüngste Stadien von Bartenwalembryonen dort zu finden. Ich erhielt jedoch nur den Kopf eines 1,20 m langen Finwalembryos und einen 15 cm langen Embryo derselben Art. Dagegen konnte ich zusammen mit Herrn Dr. DE BURLET bei einer Grindwaljagd 8 Embryonen erbeuten, in die wir uns redlich teilten. Für die Hilfe beim Konservieren der Tiere bin ich ihm zu aufrichtigem Danke verpflichtet. Der kleinste soll in dieser Arbeit beschrieben werden.

Er ist in Pikrinsäure konserviert und ca. 9 Monate in Alkohol ausgewaschen worden. Dann wurde der Kopf abgeschnitten, gut entkalkt und sehr langsam in Celloidin eingebettet. Herr Dr. DE BURLET, der in liebenswürdigster Weise mir stets mit seinem Rate half, war so freundlich, mir seine Methode zur Anbringung von Hohlkanälen als Richtungslinien bei Herstellung eines Wachsplattenmodells mitzuteilen (6, p. 120 ff.). Die Methode hat sich aufs beste bewährt.

Der Kopf wurde in eine Sagittalschnittserie von 467 Schnitten zerlegt, die mit Hämatoxylin-Pikrokarmin gefärbt wurden. Die Schnittstärke betrug 50 μ . Jeder zweite Schnitt wurde mit einem ZEISS'schen Projektionszeichenapparat in 10facher Vergrößerung gezeichnet. Die Plattenstärke war 1 mm. Herrn Prof. GAUPP möchte ich an dieser Stelle dafür danken, daß er mir die Benutzung des ZEISS'schen Apparats gestattete und mir einen Platz in der Anatomie zum Vollenden meiner Arbeit anwies, sowie mir stets mit seiner reichen Erfahrung und mit Literatur gerade auf diesem, seinem ureigenen Gebiete in stets gütiger und freundlichster Weise zur Seite stand. Das Modell wurde also in 10facher Vergrößerung hergestellt, so daß auf der rechten Seite Deck- und Ersatzknochen mitmodelliert wurden. Letztere werden in einer späteren Arbeit beschrieben werden. Auf der linken Seite blieb allein das Chondrocranium. Außerdem wurden Einzelmodelle von der Ohrkapsel, von den Hohlräumen des Ohres und von den Gehörknöchelchen angefertigt, alle drei gleichfalls in 10facher Vergrößerung.

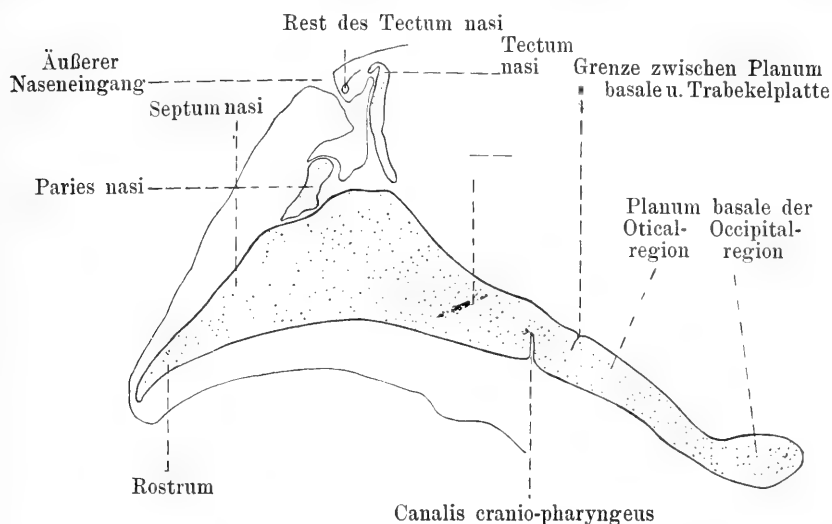


Fig. A.

(Schnitt 369.) Medianer Sagittalschnitt durch Schädelbasis, Septum und Rostrum.

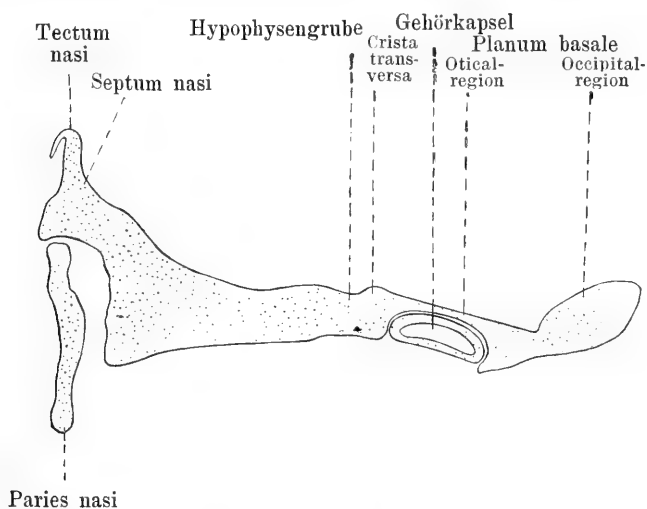


Fig. B.

(Schnitt 389.) Sagittalschnitt durch die Schädelbasis.

Planum basale.

Die Basalplatte, der hinterste Abschnitt der Schädelbasis, erstreckt sich vom Foramen occipitale magnum bis in die Gegend der nur

durch eine ganz flache Vertiefung angedeuteten Sattelgrube (Fig. A u. B). Der hintere Abschnitt der Basalplatte gehört der Occipitalregion, der zwischen den Gehörkapseln liegende der Oticalregion an (Fig. B). Der hintere, breitere und kürzere Abschnitt der Platte

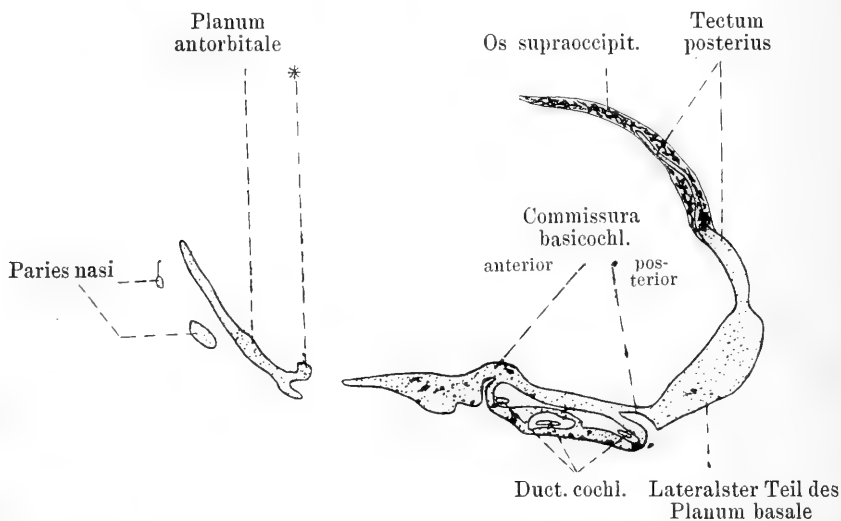


Fig. C.

(Schnitt 421.) Schnitt durch die laterale Ethmoidalgegend, Ohrkapsel, Commissura basicochlearis anterior und posterior, Tectum posterius und Supraoccipitale.

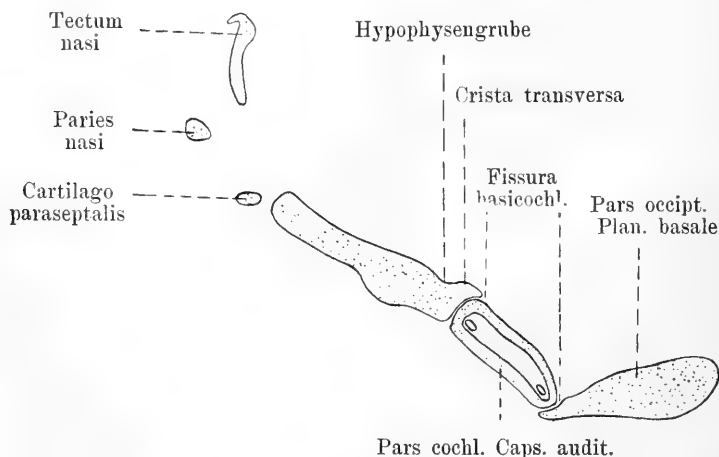


Fig. D.

(Schnitt 403.) Schnitt durch Tectum und Paries nasi, Cartilago paraseptalis und Fissura basicochlear.

liegt nahezu horizontal und wird lateral von den beiden Commiss. basi-cochl. post. (Fig. C) begrenzt. Medial geht der occipitale Teil des Planum basale unmerklich in den der Oticalregion über (Taf. 12 u. 13). Der oticale Abschnitt der Basalplatte ist hinten breit, verschmälert sich nach vorn hin beträchtlich, um sich dann wieder zu verbreitern (Taf. 13). Diese mittlere Verschmälерung ist durch die beiden Ohrkapseln bedingt, deren Cochlearteile sich sehr stark medialwärts ausdehnen. Mit der Ohrkapsel selbst ist die Lateralwand der Basalplatte an zwei Stellen verbunden, durch eine Commiss. basi-cochl. post. und anter. (Fig. C). Zwischen diesen beiden Commissuren besteht eine lange schmale Fissura basi-cochl. (Fig. D), die entsprechend der Form der Basalplatte einen lateralwärts konkaven Bogen beschreibt. Entsprechend der hinteren Hälfte dieser Fissura basi-cochl. ist der laterale Teil der Basalplatte, der diese Fissur mit seinem scharfen Rande begrenzt, stark ventralwärts vorgebaucht (Processus basi-occipitalis DE BURLET) (5, p. 647) (Taf. 13), ein Ausdruck dafür, daß hier die Ohrkapsel einen Druck auf die Basalplatte ausübt, der vielleicht weniger durch die bedeutende Größe als durch die tiefe Lagerung der Ohrkapsel bedingt ist.

Occipitalgegend.

Am hintersten Abschnitt der Basalplatte, der ventralen Begrenzung des in der Vertikalebene stehenden, genau nach hinten schauenden Foramen occipit. magn., ist die Incisura intercondyloidea nur schwach ausgesprochen (Taf. 13). Die Hinterhauptcondylen sind erst kaum angedeutet und stellen eine Verdickung der ventralen Hälfte des Foram. occip. magn. dar. Die beiderseitigen gehen ineinander über und reichen bis zur halben Höhe des Foram. occip. magn. Dieses hat annähernd runde, ventral etwas abgeflachte Form. Auf der Grenze von Planum basale und Pila occipitalis liegt das For. hypoglossi (Fig. E), sehr weit vorn in kurzer Entfernung hinter dem Foram. jugulare. Es durchbohrt die Schädelbasis von hinten dorsal nach vorn ventral (Taf. 12 u. 13).

Die Pila occip. jeder Seite tritt zuerst in horizontaler Ebene lateralwärts von der Basalplatte ab und besitzt hier noch die gleiche sagittale Ausdehnung wie der occipitale Abschnitt der Basalplatte und einen vorderen freien Rand (Taf. 13). Weiter lateralwärts verbreitert sie sich sehr beträchtlich in sagittaler Richtung und biegt zugleich in vertikaler Richtung um. Sie bildet so eine ausgedehnte, schalenartig nach hinten ausgebuchtete Platte, die oberhalb des

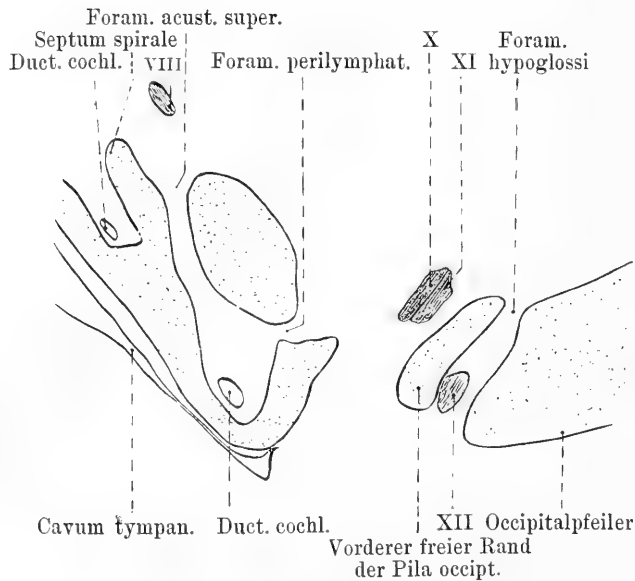


Fig. E.

(Schnitt 445.) Foramen jugulare u. hypoglossi, Nerv. X u. XI.

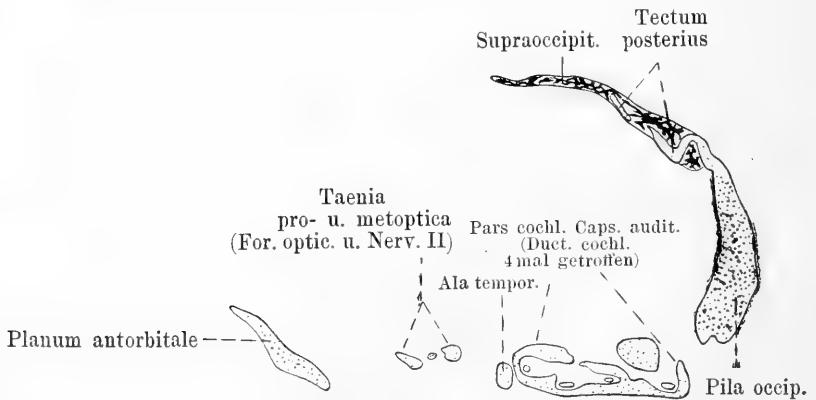


Fig. F.

(Schnitt 453.) Schnitt durch Planum antorbitale, Foramen opticum, Ohrkapsel, Pila occipitalis, Tectum posterius u. Supraoccipit.

Foram. occip. magn. mit der der anderen Seite zusammenfließt (Tectum posterius) (Taf. 12), nach vorn hin sich mit der Ohrkapsel verbindet (Commiss. occipit.-capsularis) (Taf. 12) und zugleich in eine große Knorpelmasse übergeht, die die Seitenwand und das Dach der

Oticalregion bildet. Zwischen dem freien Vorderrande des medialen Abschnittes und der Ohrkapsel bleibt eine ausgedehnte Spalte, die in ihrem breiteren inneren Abschnitt das Foram. jugulare, in ihrem lateralen schmälere die Fissura occip.-capsul. darstellt (Taf. 12).

Es kommt somit im ganzen hinteren Teil des Schädels eine ausgedehnte seitliche und dorsale Begrenzung des Cavum cranii durch primordiale Schädelteile zustande, von denen es schwer zu sagen ist, wieweit sie der Occipital- und wieweit sie der Oticalregion angehören.

Diese primordialen Schädelteile werden auf dem vorliegenden Stadium teils durch Knorpel, teils durch Knochen dargestellt. Über die Ausdehnung der beiden Bestandteile orientieren Fig. C, F, G. Es

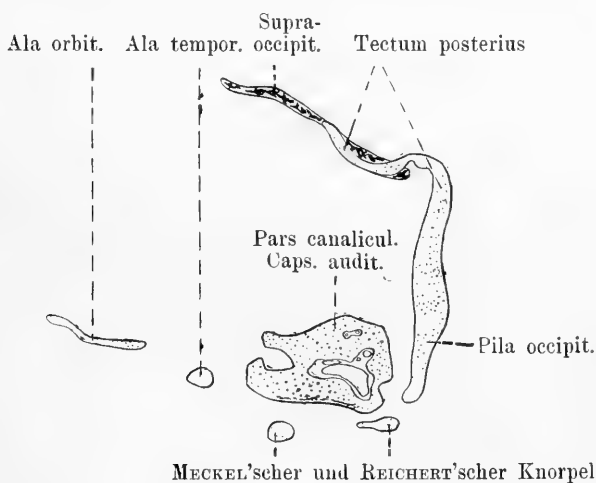


Fig. G.

(Schnitt 493) Schnitt durch Ala orbitalis und temporalis, Pars canalic. Caps. audit., Pila occipitalis, Tectum posterius und Supraoccipitale.

geht daraus hervor, daß der mediale Teil (Fig. C u. F) verknöchert ist, während eine schmale Brücke über dem Foram. occip. magn. und das hintere Gebiet der Seitenteile noch aus Knorpel bestehen (Taf. 12). Im hinteren Teil der Knochenplatte befinden sich einzelne Knorpelpartien, im vorderen fehlen sie (Fig. C, F, G).

Es muß somit unentschieden bleiben, ob auch diese vorderen Partien sich auf knorpeliger Grundlage gebildet haben oder nicht. Den Charakter von Ersatzknochen haben sie jedenfalls (14, p. 619 ff.). Der lateralste Teil der Occipitalpfeiler zeigt auf der Außenseite eine stark

vorspringende Leiste, die schräg nach unten und vorn verläuft. Sie mag *Crista paroccipitalis* heißen (Taf. 13).

Von dem freien Vorderrande des medialen horizontal gelagerten Anfangsabschnittes der *Pila occip.* geht in kurzer Entfernung von der Ohrkapsel ein Fortsatz aus, der nach vorn hin vorspringt und mit seiner Spitze nahe an den REICHERT'schen Knorpel kommt (Taf. 13).

Oticalregion.

Der oticale Teil der Basalplatte geht ohne merkliche Abgrenzung hinten in die Occipital-, vorn in die Orbitotemporalregion über (Taf. 13 u. 12). Die Ohrkapsel steht mit der Basalplatte hinten und medial durch die Commiss. basi-cochl. posterior und hinten lateral mit dem Occipitalpfeiler durch die Commiss. occip.-capsul. (Taf. 12), vorn medial durch die Commiss. basi-cochl. anter. in Verbindung, lateral und dorsal zwischen der Commiss. suprafacialis med. und dem Eingang in den Recessus angularis geht die Ohrkapsel in die vertikale laterale Schädelwand über. An der Innenfläche des Schädels wird die Capsula audit. durch die nur ganz schwach bogenförmige Fissura basi-cochl. von dem Planum basale getrennt (Taf. 12); auf der Ventralseite schiebt sich die Ohrkapsel mit ihrem medialen Teile etwas über die Unterseite der Basalplatte (Taf. 13) entsprechend der mittleren verjüngten Partie derselben, während die hintere Hälfte unter die obenerwähnte Vorwölbung (*Proc. basi-occip. DE BURLET*) (5, p. 637) (Taf. 13) des Planum basale zu liegen kommt. Von den Occipitalpfeilern ist die Ohrkapsel durch das ziemlich breite, langgestreckte *Foram. jugulare* und lateral durch die *Fissur. occip. capsul.* getrennt. Mit der Wurzel der *Ala temporalis* steht die Ohrkapsel durch die Commiss. ali-cochl. in Verbindung (Taf. 12); medial von derselben bleibt das *Foram. caroticum*; im übrigen blickt der vordere Umfang der Ohrkapsel gegen die *Fenestra sphenoparietalis* und bildet die hintere Begrenzung derselben (Taf. 12).

Die Ohrkapsel hat ovale, etwas langgestreckte, im cochlearen Teil stark dorsoventral zusammengedrückte Form. Der Längsdurchmesser ist um wenigens größer als der Querdurchmesser. Sie liegt am Schädelboden derart, daß der größte Querdurchmesser ziemlich genau parallel zur medialen Sagittalebene der Schädelbasis liegt, während die Kapsel in der Längsausdehnung etwas nach hinten und lateral, im canaliculären Teil nach oben geht.

Man unterscheidet eine dem Schädellinnern zugewandte dorsale,

eine nach unten sehende ventrale Fläche und einen medialen, lateralen vorderen und hinteren Rand. Der etwas nach oben gekehrte laterale Rand ist leistenförmig verdickt (Crista parotica, Taf. 15).

Der cochleare Teil liegt ein wenig tiefer als der Basalteil der Oticalgegend, während der ventrale Teil, wie schon erwähnt, tiefer als die Basalplatte liegt und unter diese ragt. Der canaliculäre Teil steigt nach hinten und oben empor und ist im Querdurchmesser (Fig. G) bedeutend mächtiger als der flachere, aber in seiner Längsausdehnung größere cochleare Teil (Fig. C).

Wir wollen zunächst die einfacher gestaltete Ventralseite der Ohrkapsel betrachten.

Der cochleare Teil der Unterseite zeigt nahezu eine horizontale Fläche, auf der nur die proximal medial gelegene erste Hälfte der ersten Schneckenwindung eine leichte Hervorwölbung (Prominentia duct. cochl.) (Fig. H u. Taf. 13) hervorruft. Etwa in der Mitte des canaliculären Teils liegt die runde Fenestra vestibulae (Fig. S, Z)

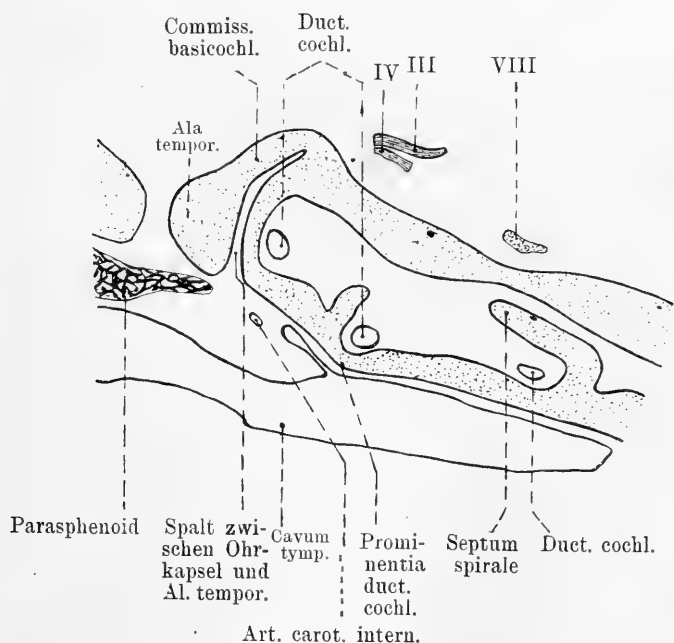


Fig. H.

(Schnitt 437.) Schnitt durch die Pars cochlear., Ductus cochl., 3mal getroffen. Septum spirale, Prominentia ductus cochlear.

und ziemlich lateral und davor das Austrittsloch für den Nerv. VII (Foram. facial. secundar.) (Fig. T).

Am Grunde der Fenestra vestibul. sieht man nach Entfernung der Gehörknöchelchen in der Mitte und am äußeren Rande die Ampullen des vorderen vertikalen und des horizontalen Bogenganges (Fig. T). Hinten und medial von der Fen. vest. tritt das Relief des Sacculus als starke Vorwölbung hervor. Lateral von der Sacculus-Vorwölbung ist eine tiefe Rinne, weiter nach außen, am hinteren Ende der Crista parotica, die Ansatzstelle für die hyale Skeletspange (Fig. U). Lateral von dieser dringt in den hinteren Teil der Crista parotica eine tiefe Grube ein (Fossa incudis) (Taf. 14), außen begrenzt durch einen kleinen zungenförmigen Fortsatz.

Vorn und etwas lateral von dem Foram. fac. secund. ragt ein kurzer, starker Höcker hervor, der Processus perioticus superior (Taf. 14), der in homokontinuierlicher Verbindung mit der Commiss. suprafacialis lateralis steht und einen Auswuchs derselben darzustellen scheint. Der Proc. periot. sup. bildet mit der lateralen Unterseite der Ohrkapsel eine kleine flache Grube, die Einlagerungsstelle für den Hammerkopf. Der lateralste Teil der Unterseite wölbt sich als Tegmen tympani über die Gehörknöchelchen herüber und geht in die Crista parotica (Taf. 15) über, an deren hinterstem Teil sich die hyale Skeletspange (REICHERT'scher Knorpel) (Fig. R bis U) anschließt.

Dieselbe verläuft erst nach hinten und unten, dann mit einer Biegung nach schräg vorn und unten und endlich mit einem scharfen Knick nach oben und vorn und geht in das Hyoid über.

Das Relief der Oberseite der Capsula auditiva ist weit komplizierter gestaltet. Die Oberfläche des ersten medialen Drittels liegt nahezu horizontal und parallel der Ventralseite. Vorne und hinten gehen von diesem Abschnitt die beiden Commiss. basi-cochl. anter. und post. ab (Fig. C). Der mediale Teil der Dorsalseite zeigt in der Mitte eine große tiefe Einsenkung, den Meatus acusticus internus (Taf. 14), von der Gestalt einer langgestreckten Ellipse. Sie verläuft von der Mitte der Ohrkapsel schräg nach vorn und zeigt auf ihrem Grunde bzw. an ihren seitlichen Rändern 3 Foramina (Taf. 15); medial das große ovale Foram. acustic. infer. (Fig. J), die Eintrittsstelle des Nerv. cochlearis; am hinteren Rande liegt das Foram. acust. super. (Fig. J) für den Nerv. vestibul. und am lateralen Rande das Foramen für den Nerv. VII (Fig. M). Am Grunde des Foram. acust. infer. sieht man auf das Septum spirale

herauf (Taf. 4). Vorn über die nahezu kreisrunde Eintrittsstelle des Facialis geht die Commiss. suprafacialis med. (Fig. N, O); unter ihr liegt das Ganglion geniculi (Fig. P, Q), das durch ein nach vorn schauendes langes, schmales, mit der Längsachse senkrecht stehendes Foramen (Hiatus spurius nerv. facialis) (Taf. 15) den Nervus petrosus superficialis major entsendet (Fig. P, Q).

Hinten und lateral von dem Meatus acust. intern. steigt die Ohrkapsel nach oben und hinten an und verdickt sich im canaliculären Teil (Fig. G) erheblich gegen den cochlearen (Fig. D). Parallel

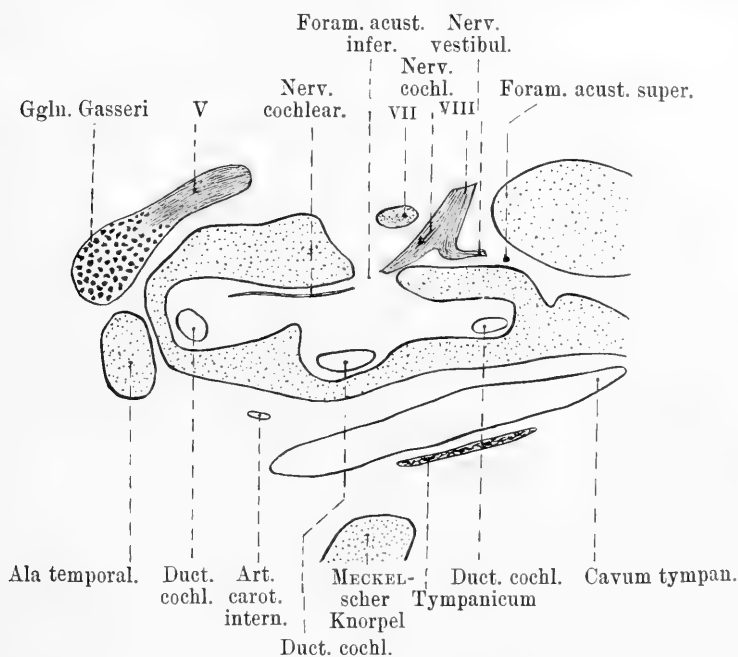


Fig. J.

(Schnitt 453.) Nerv. V, Nerv. VII, Nerv. VIII (Nerv. cochl. u. Nerv. vestib.).

mit dem medialen Rande des Meatus acust. inter. beginnt am hinteren Rande der Ohrkapsel das Foram. perilymphaticum (Fig. K bis N), das aus zwei Abschnitten besteht; der kleine und rundliche Teil sieht nach oben, der größere und länglichere in das Foramen jugulare. Zwischen beide Teile schiebt sich von oben ein Vorsprung, der Processus intraperilymphaticus (Fig. K, Taf. 15).

Parallel mit dem lateralen Rande des Meatus acust. infer. liegt fast auf dem höchsten Teil der Pars canalicularis das kleine läng-

lich-schmale Foramen endolymphaticum (Fig. L, M, Taf. 15) für den Ductus endolymphaticus.

In dem nach der lateralen Kante sich wieder senkenden Teile der Ohrkapsel sind noch 2 Foramina zu sehen, das mehr medial gelegene lang und schmal, das laterale klein und rund, beide die Eingänge in den Recessus angularis darstellend.

Hohlräume der Ohrkapsel.

Den bei weitem größten Teil, fast $\frac{2}{3}$ der Ohrkapsel, nimmt die Schnecke (Cochlea) ein. Der cochleare Teil ist, wie schon oben er-

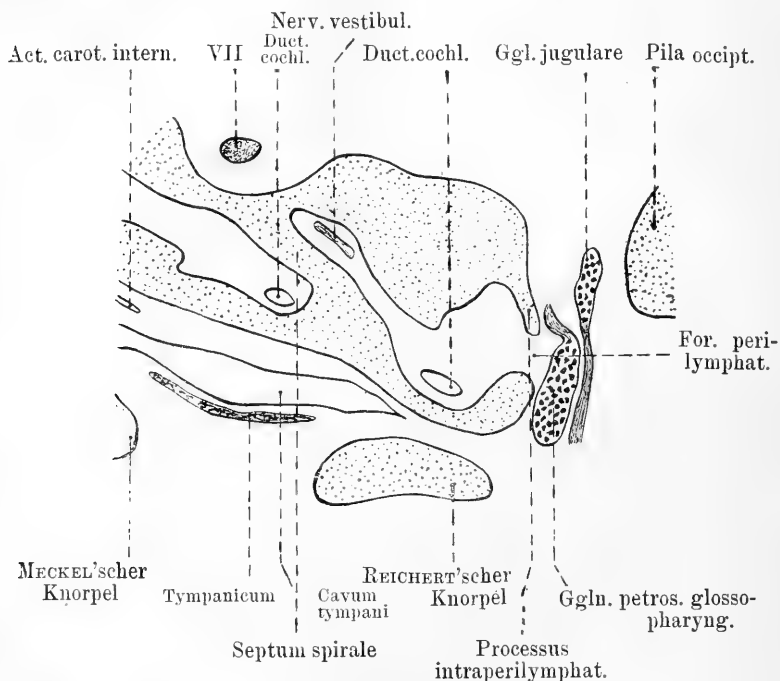


Fig. K.

(Schnitt 463.) Nerv. IX u. X, Arteria carotis intern.

wähnt, dem canaliculären gegenüber stark von oben nach unten abgeplattet. Die Cochlea besitzt ziemlich genau 2 Windungen. Die 1. Windung beginnt in der vorderen medialen Hälfte der Pars cochlearis. Zwischen die 1. und 2. Windung erhebt sich vom Boden der Ohrkapsel das Septum spirale (Fig. H), das in der Mitte des Meat. acust. inter. zwischen Foram. acust. infer. einerseits

und Foram. acust. super. und Foram. nerv. facial. andererseits mit der Dorsalwand des cochlearen Teiles verschmilzt (Fig. K). Die Windungen der Cochlea liegen nahezu in einer Ebene, nur die erste halbe Windung ein ganz klein wenig tiefer als die übrigen. Ihr Relief springt auf der Ventralseite der Caps. audit. als die bereits erwähnte Prominentia duct. cochl. hervor (Fig. H, Taf. 3).

Der Ductus cochlearis mündet vermittels des Canal. reuniens (Fig. M) in den in einer tiefen Aussackung des Knorpels gelegenen Sacculus, der sich auf der Ventralseite der Ohrkapsel durch eine leichte Erhebung kenntlich macht. Im medialen Teile dorsal (Fig. N), im lateral vorderen fast neben dem Sacculus liegt der Utriculus,

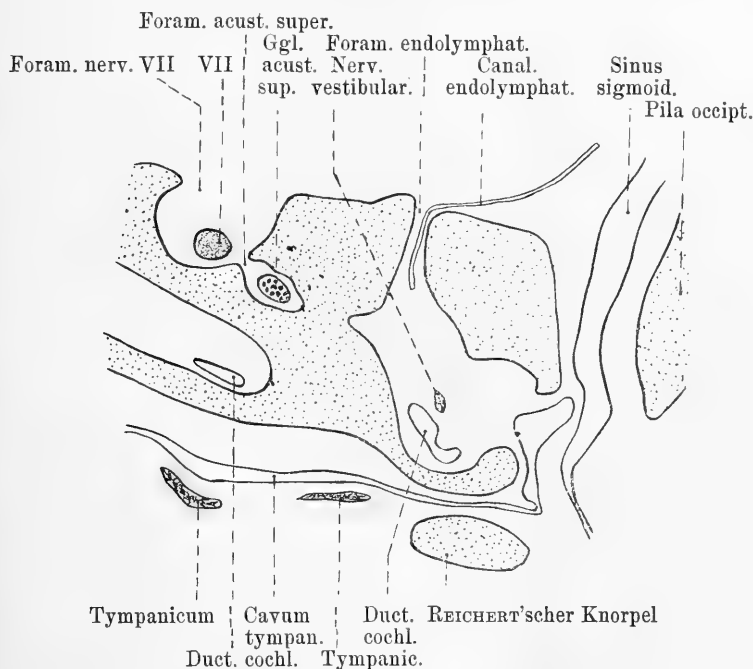


Fig. L.

(Schnitt 479.) Sinus sigmoideus, Canalis endolymphaticus, Ganglion acust. super.

schmal, dorsoventral abgeplattet und etwas von hinten dorsal nach vorn ventral bis in die Nähe der Fen. vest. sich hinziehend (Fig. S).

Aus dem Sacculus geht nach oben hin der Duct. endolymphaticus hervor (Fig. M). Dicht neben seiner Abgangsstelle vom

Sacculus geht aus diesem zum Utriculus ein kurzer Kanal hinüber (Can. utriculo-saccularis) (Fig. N), so die Verbindung für die Endolymphe zwischen Utriculus und Sacculus herstellend.

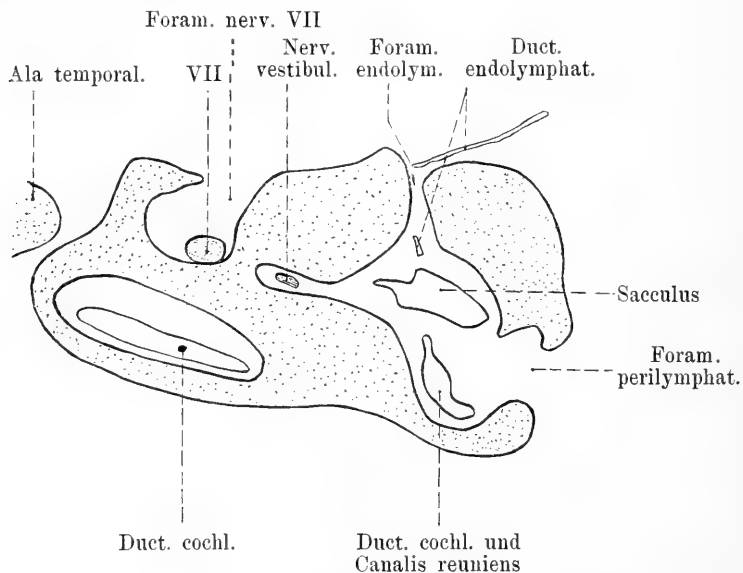


Fig. M.

(Schnitt 483.) Sacculus, Canalis reuniens, Ductus endolymphaticus.

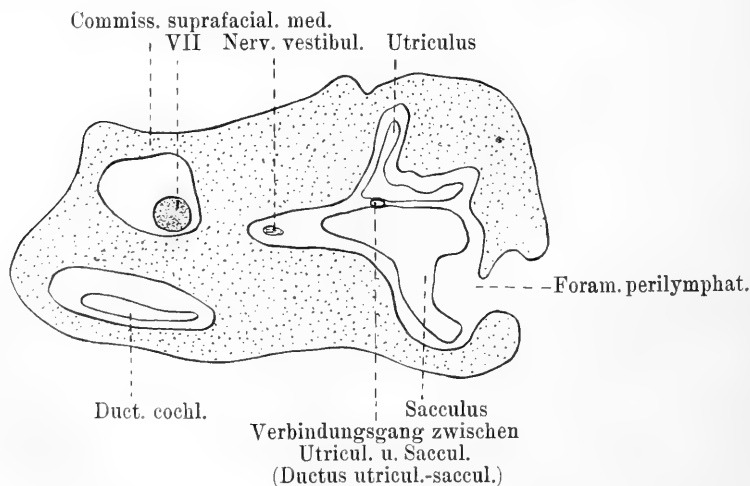


Fig. N.

(Schnitt 487.) Utriculus und Sacculus mit ihrem Verbindungsgang.

Vom Utriculus nehmen die 3 Bogengänge ihren Ursprung. Sie sind im Verhältnis zur Cochlea als außerordentlich klein zu bezeichnen. Dicht neben dem Duct. endolymph. lateral von ihm liegt das Crus commune (Fig. O), das dem vorderen und hinteren vertikalen Bogengänge gemeinsame Stück. Der vordere vertikale Bogengang (Fig. P bis S) steigt nach vorn und dorsal auf, krümmt sich dann lateralwärts und biegt ventralwärts um, in der Ampulle endend, die sich an der Decke des Hohlraums lateral von der Fen. vest. befindet. Der hintere vertikale (Fig. P bis R), der kürzeste der Bogengänge verläuft vom Crus commune vor allem in lateraler und etwas caudaler Richtung und endet, mit scharfem Knick ventral-

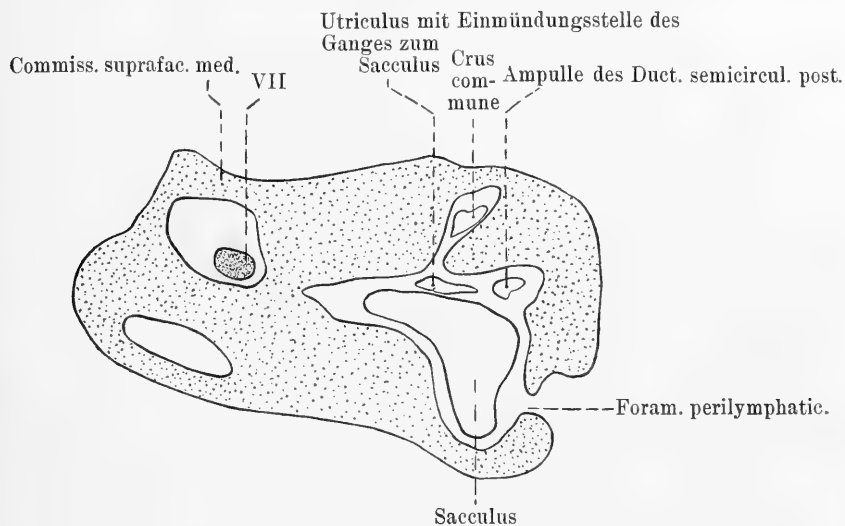


Fig. O.

(Schnitt 489.) Sacculus, Utriculus, Ampulle des Duct. semicircul. post., Crus commune.

und medialwärts sich wendend, neben der Ausgangsstelle des horizontalen Bogenganges in der Ampulle. Der 3., längste horizontale Bogengang (Fig. Q bis T) nimmt, wie schon erwähnt, neben der Ampulle des hinteren vertikalen seinen Ursprung und geht erst horizontal und lateral und vorn, biegt dann nach vorn und innen um, gleichfalls mit seiner Ampulle in dem Hohlraum medial von der Fen. vest. und der sie verschließenden Stapesplatte endend. Die Bogengänge liegen tief im Knorpel eingebettet, weder an der Dorsal- noch Ventralfläche der Ohrkapsel ist etwas von einem Relief zu sehen.

Die Eintrittsstelle des Duct. cochl. in den Sacculus, dieser selbst, der Utriculus und der Duct. endolymph. liegen in einem gemeinsamen großen kompliziert gestalteten Hohlraum (Fig. O), der schwer näher zu beschreiben ist und in den das Foram. perilymph., der Duct. endolymph., der Nerv. vestibul. und die Fen. vestibul. einmünden.

Außer diesem das Labyrinth bergenden Hohlraum findet sich noch eine andere merkwürdige Höhle in dem Knorpel der Ohrkapsel und zwar in der dicken Knorpelmasse, die den Winkel zwischen den 3 Bogengängen einnimmt und von GAUPP (13) daher Massa angularis genannt worden ist. Diese Höhle (Fig. R, S) (sie mag Re-

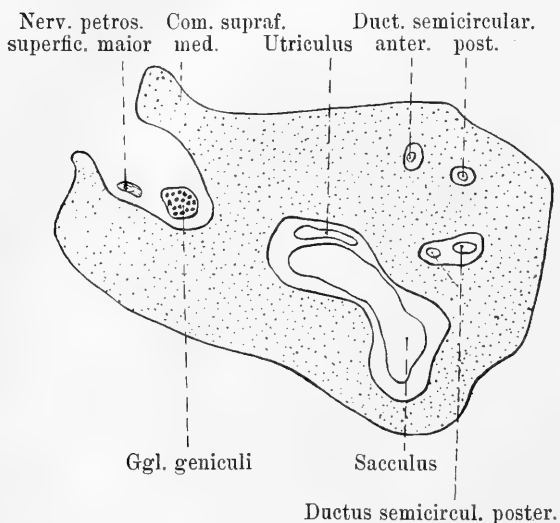


Fig. P.

(Schnitt 495.) Sacculus, Utriculus, Schnitt durch die beiden vertikalen Bogengänge.

geblieben. Mit einer Fossa subarcuata, unter welchem Name DE BURLET (4, p. 535 u. 5, p. 653 ff.) sie beschreibt, hat sie nichts zu tun.

Ein dritter, mit den anderen nicht kommunizierender Hohlraum, stellt den Facialis-Kanal dar. Der erste Teil ist weit, im Querschnitt fast kreisrund (Fig. N, O) und außerordentlich kurz und liegt unter der Commiss. suprafac. med. (Taf. 15). Jenseits derselben öffnet sich der Kanal (Hiatus spurius can. fac.) (Fig. P—R), und der Nerv bildet sein Ganglion geniculi (Fig. P, Q), von dem

recessus angularis heißen) besitzt 2 Eingänge (Taf. 15), einen vom dorsalen Umfang der lateralen Kante (also extracranial) (Taf. 14), einen zweiten medial davon und zum Teil schon im Gebiet der Schädelhöhle (Taf. 12) liegend. Beide

Eingänge werden durch eine Knorpelbrücke voneinander getrennt. Auf dem Grunde erhebt sich ein kleiner Knorpelzapfen (Fig. S). Die Bedeutung dieser

Höhle ist mir unklar

aus der Nerv. petr. superf. maior nach vorn verläuft. Der Stamm des Nerven zieht dann weiter in einem im Knorpel eingeschlossenen Kanal (Fig. S) nach schräg unten und hinten und wird hier von neuem von einer breiten und kräftigen Knorpelmasse überbrückt [Commiss. suprafac. lateralis GAUPP (16, p. 437) (Fig. R, S)]. Dieser Abschnitt öffnet sich nach außen mit dem Foram. fac. secundarium (Fig. T). Von hier kommt er dann unter die Crista parotica (Fig. T, U) und den medialen Umfang des REICHERT'schen Knorpels zu liegen und geht dann nach unten und vorn weiter.

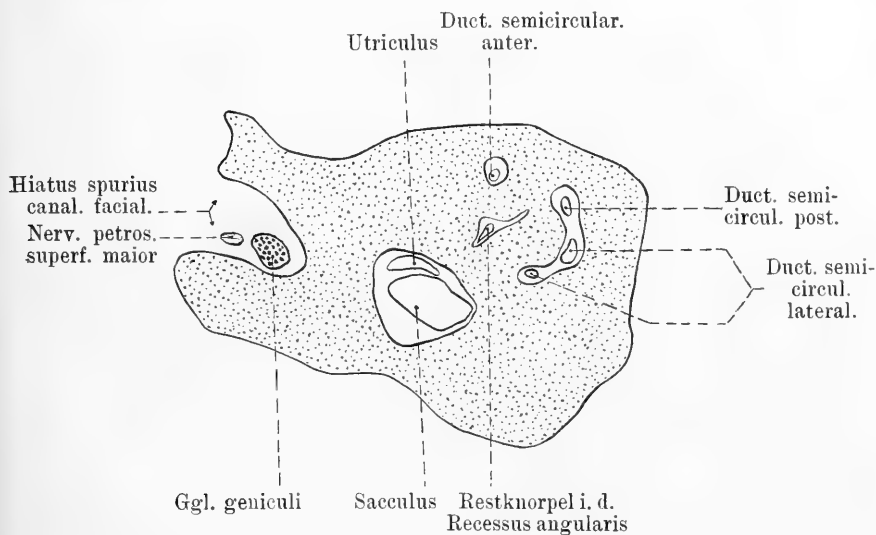


Fig. Q.

(Schnitt 499.) Schnitt durch Utriculus, Sacculus, Recessus angularis und die 3 Bogengänge.

Nerven und Gefäße der Oticalregion.

Der Glossopharyngeus, Vagus und Accessorius (Fig. E) treten dorsal vom medialen Teile des Foram. jugulare aus dem Gehirn aus und gehen scharf ventral nur wenig nach vorn durch dasselbe hindurch, der Glossopharyngeus mehr proximal, die beiden anderen eng zusammenliegend mehr caudal. Im unteren Abschnitt des Foram. jugul. bilden sie das Ganglion petrosum glossopharyngeum (Fig. K), das den Tympanicus nach vorn sendet, der Vagus das Ganglion jugulare (Fig. K).

Der Acusticus entspringt neben dem Facialis, geht anfangs

nach ventral und vorn und trennt sich etwa dorsal über dem Meatus acusticus internus in 2 Äste (Fig. J), den durch das Foramen acusticum inferius schräg nach vorn verlaufenden Nervus cochlearis, der strahlenförmig an die Cochlea tritt, und den, vor seinem Eintritt in die Ohrkapsel das Ganglion acusticum superius (Fig. L) bildenden, Nervus vestibularis (Fig. K), der Zweige zum Utriculus, Sacculus und den 3 Bogengängen entsendet.

Über den Verlauf des Facialis s. Hohlräume der Ohrkapsel.

Trochlearis (Fig. H, X) und Abducens (Fig. X) entspringen dorsal resp. ventral vom Trigeminus und laufen anfangs dicht neben

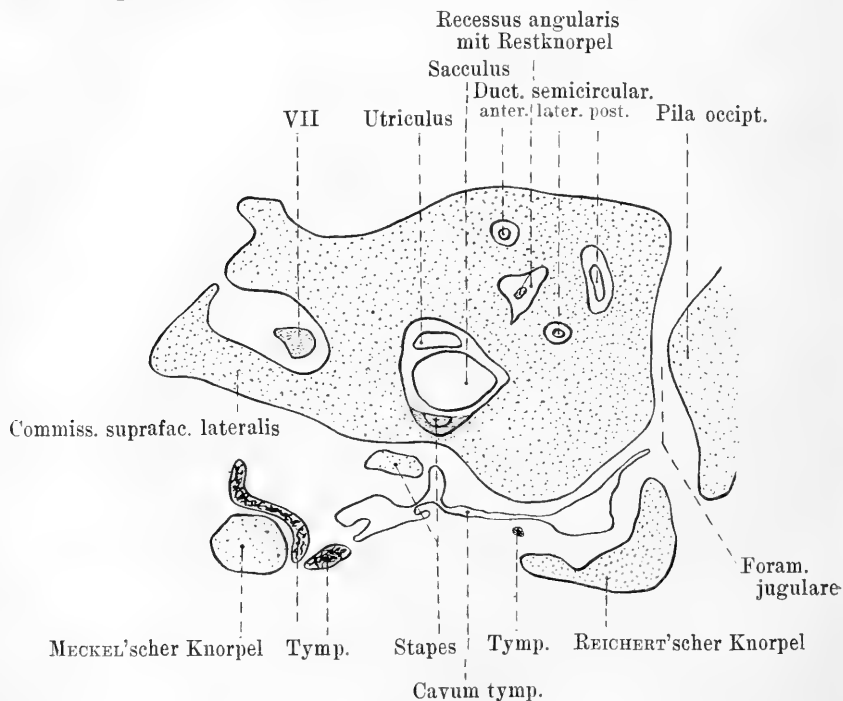


Fig. R.

(Schnitt 503.) MECKEL'scher u. REICHERT'scher Knorpel.

ihm her, um vor dem Ganglion Gasseri ihn zu verlassen und weiter nach vorn zu gehen.

Der Trigeminus tritt dorsal vom Meatus acusticus internus aus dem Gehirn aus und verläuft zunächst nach vorn lateral. Dorsal von dem hinteren Abschnitt der Fenestra sphenoparietalis bildet er das Ganglion Gasseri (Fig. J, X, Y), das als medialster Ast den Ramus

ophthalmicus (Fig. X) entsendet, der aus dem vorderen Abschnitte des Ganglions entspringt, dann weiter lateral den Ramus mandibularis (Fig. X), der am distalen Rande der Ala temporalis vorbeigehend durch den hinteren Teil der Fenestra spheno-parietalis das Schädellinnere verläßt und hinten ventral von der Ala temporalis das Ganglion oticum bildet. Der Ramus maxillaris, der zwischen den beiden anderen entspringt, geht über die Ala temporalis und

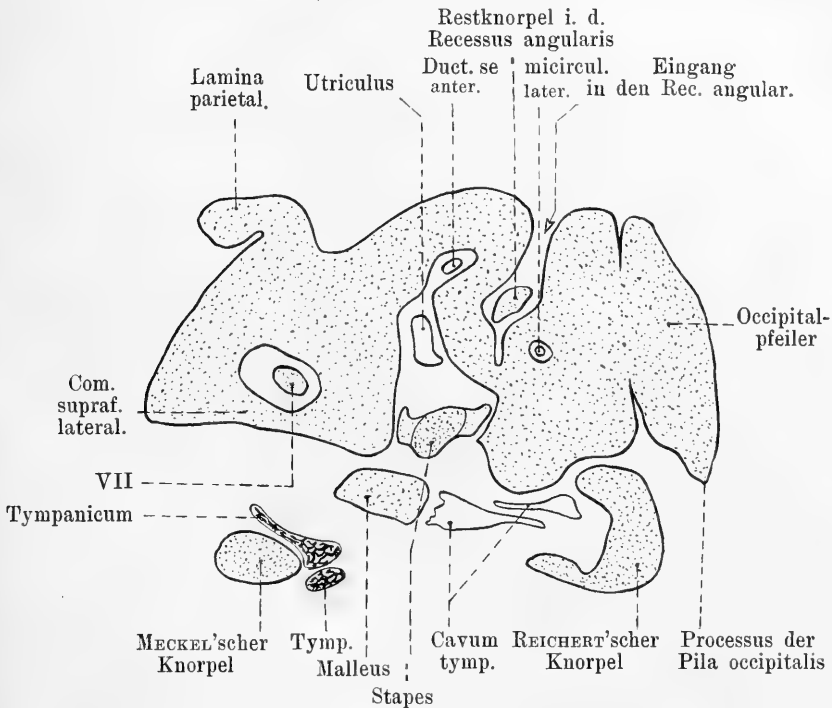


Fig. 8.

(Schnitt 511.) Schnitt durch den lateralen Teil der Ohrkapsel.

bildet am Grunde des vorderen Teiles der Fen. spheno-parietalis mit dem Ast des Facialis, dem Nerv. petr. superfic. major, das Ganglion sphenopalatinum.

Die Carotis läuft unter der Ohrkapsel (Fig. H—K) und dem Cavum tympani nahezu horizontal nach vorn, biegt um den vorderen und unteren Rand der Ohrkapsel um, geht senkrecht in die Höhe und tritt durch das rings von Knorpel umgebene Foram. caroticum in die Schädelhöhle (Fig. V), wo sie sich bald in 2 Äste teilt.

Die Lamina parietalis erhebt sich dorsal etwas höher als das Tectum post. (Taf. 14). Mit der Ohrkapsel in homokontinuierlicher Verbindung stehend, geht sie nach außen und oben und bildet dann weiter dorsalwärts, schwach nach innen umbiegend, die Wölbung der hinteren Schädelseitenwand. In ihrem medialen Teil zeigt sie 2 größere Fontanellen, die wahrscheinlich durch Reduktion des Knorpels entstanden sind. Die Fontanellen sind außen von Knochen verschlossen, der den Charakter von perichondralem Knochen hat. Das hintere obere Ende der Lamina sendet einen breiten Fortsatz nach innen parallel zum lateralen Teil des Tectum post., jedoch vor ihm liegend. Das Tectum post. und die Lamina pariet. sind außen

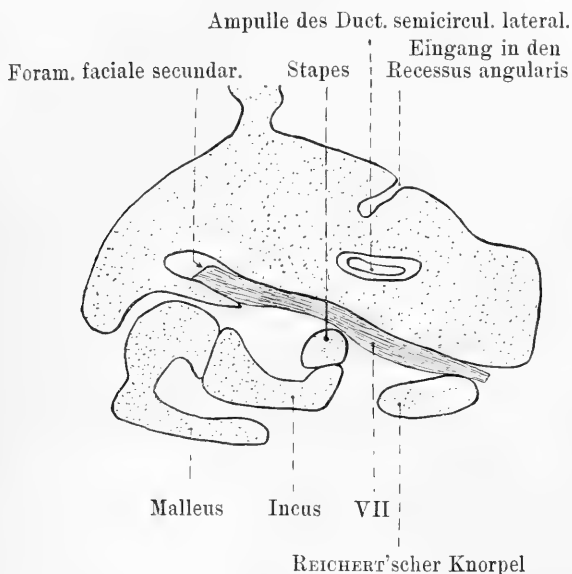


Fig. T.

(Schnitt 531.) Nerv. VII, Malleus, Incus, Stapes.

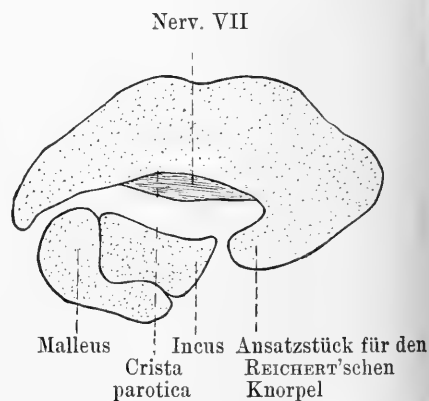


Fig. U.

(Schnitt 539.) Nerv. VII, Malleus, Incus

durch eine tief einschneidende Furche (Taf. 14) im Knorpel deutlich voneinander getrennt, die im oberen Teile zu einer breiten Fissur wird, der Fissura parieto-supracapsularis. Auf der vorderen Ventralseite geht aus der Lam. pariet. ein Fortsatz hervor, der lateral den hinteren Abschnitt der Fen. spheno-parietalis begrenzt und bis dicht an die Ala temporalis geht (Taf. 14). Dorsal geht sie ohne Abgrenzung in die Lamina orbitalis über (Taf. 14).

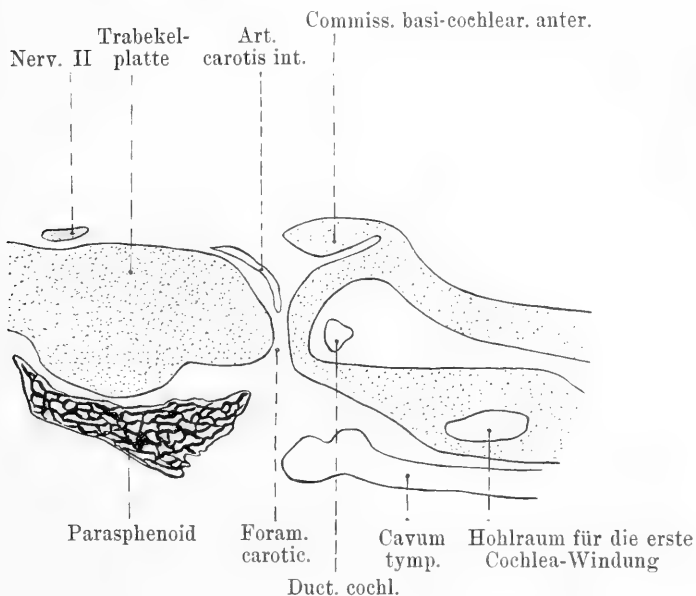


Fig. V.

(Schnitt 415.) Durchtritt der Art. carot. intern. durch das Foram. carotic.

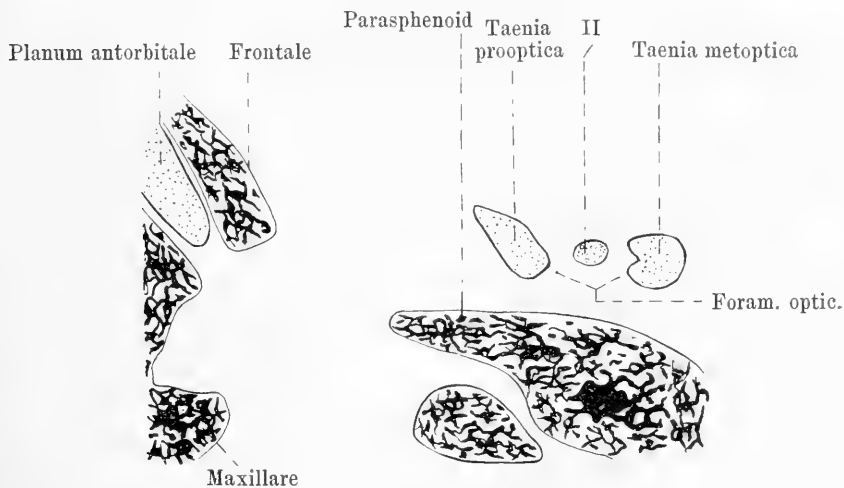


Fig. W.

(Schnitt 453.) Durchtritt des Nerv. II durch das Foramen opticum.

Orbitotemporalregion.

Die Orbitotemporalregion zeigt Knorpel an der Basis und der Seitenwand des Cavum cerebr. cranii. Die Basis setzt den hinteren Schädelabschnitt in ziemlich gleicher Flucht fort (Taf. 12) und besitzt anfangs die Breite der Basalplatte und verschmälert sich nach vornhin. Dieser verschmälerte Teil biegt dann aufwärts in die Hinterwand des Nasenseptums um. Auf der hinteren Grenze der Basis vor der Cochlea liegt das Foramen caroticum (Taf. 12), hinten von der Commiss. basi-cochl. ant., lateral von der Commiss. ali-cochl. vorn von der Ala temporalis und medial von dem Seitenrande der Trabekelplatte begrenzt (Taf. 12). Die Ala temporalis (Taf. 12), annähernd horizontal im rechten Winkel aus der Trabekelplatte hervorgehend, ist nur durch einen schmalen Spalt von dem cochlearen Teil der Ohrkapsel getrennt (Fig. F). Ihr sagittaler Durchschnitt ist oval mit dorsoventral gerichteter Längsachse. Ungefähr auf der Hälfte ihrer Länge knickt sie nach lateral vorn und oben um (Taf. 14) und verbreitert sich in sagittaler Richtung. Der Querschnitt dieses lateralen Teiles ist oval mit horizontal gestellter Achse. Durch ihre lateral breiteste Stelle geht ein kleines Foramen (Taf. 12 u. 13). Die Ala temporalis bildet die vordere Begrenzung eines Spaltes, durch die der dritte Trigeminusast hindurchgeht. Vor der Ala temporalis, entsprechend der breitesten Stelle der Schädelbasis in dieser Region, erhebt sich die Ala orbitalis (Taf. 12) mittels zweier Wurzeln, der Taenia met- und prooptica (Taf. 12); beide umschließen das Foramen opticum (Fig. W) und verbinden sich lateral von demselben zur eigentlichen Ala orbitalis. Sie steigt von ihrer Ursprungsstelle an ziemlich steil nach oben (Taf. 14), sich anfangs verschmälernd, dann aber immer breiter werdend, und mit nach vorn freiem scharfem etwas konkavem Rand geht sie als breites Band hinten in die Lam. pariet. über [Comiss. orbito-parietalis (Taf. 14)].

So entsteht hier an der Seitenwand des Schädels eine große Öffnung (Fen. spheno-pariet. (Taf. 13), deren Ebene schräg nach außen aufsteigt (Taf. 14). Die Ala temporalis liegt nicht in dieser Ebene, sondern unterhalb der Fenestra, mehr in der Flucht der Schädelbasis. Das Gebiet über der Ala temporalis entspricht dem Cavum epiptericum, ist aber von der Schädelhöhle in keiner Weise deutlich abgegrenzt.

Nerven der Orbitotemporalregion.

Der Opticus tritt medial dorsal vom Foram. optic. aus dem Gehirn aus, tritt durch das Foram. optic. (Fig. W) und geht schräg nach vorn und unten an das Auge heran.

Der Oculomotorius (Fig. H) entspringt dicht vor dem Trochlearis und geht am Ganglion Gasseri vorbei nach vorn.

Ethmoidalregion.

Das Skelet der Ethmoidalregion ist wie auch bei *Phocaena* (DE BURLET 4, p. 548 ff. und 5, p. 668 ff.) sehr stark reduziert und besteht in der Hauptsache in einem kräftigen Septum (Taf. 14), das sich nach vornhin in ein spitzes Rostrum (Fig. A) verlängert und dem sich außen nur geringfügige Teile als Repräsentanten der übrigen Teile der Nasenkapsel anschließen (Taf. 14). Das Septum als Ganzes besitzt etwa dreieckige Form; eine Seite wird durch den Ventralrand (Taf. 14) gebildet, der leicht konkav verläuft; die 2. Seite entspricht dem Vorderrand (Taf. 14), der stark von oben nach unten vorne verläuft; der hintere Rand (Taf. 12) steht etwa vertikal; in diesen hinteren Rand geht die Schädelbasis sich aufwärts krümmend über. Das Septum besitzt namentlich in seinem hinteren Teile (Taf. 12) eine sehr beträchtliche Dicke.

Nächst dem Septum ist der am besten entwickelte Teil der Nasenkapsel die Hinterwand, die eine hohe lateralwärts niedriger werdende Platte in etwa vertikaler Stellung bildet. Sie kehrt eine Fläche nach vorn, eine nach hinten und ist leicht nach hinten ausgehöhlt (Planum ant. orbitale) (Taf. 12). Mit dem Septum ist sie nur an zwei Stellen homokontinuierlich verbunden, durch eine breitere obere Zone und eine schmale untere Brücke. Zwischen den beiden Verbindungsstellen wird der mediale Rand, der Nasenkapselhinterrand, durch einen schmalen Spalt (Taf. 12) getrennt. An der unteren inneren Ecke, wo der Medialrand mit dem unteren Rand zusammenstößt, springt ein kurzer Fortsatz (Taf. 12, 13, 14) nach hinten, dessen Bedeutung mir unklar ist.

Der untere Rand des Plan. antorb. bildet die laterale und vordere Begrenzung einer großen Lücke (Fissur. orbit.-nasal.) (Taf. 13), die medial von der Trabekelplatte der Orbitotemporalregion und hinten und lateral von der Ala orbitalis begrenzt wird.

Nach vorn hin geht von derselben Stelle des Plan. antorb., an der nach hinten der kurze Fortsatz ansitzt, eine schmale platte

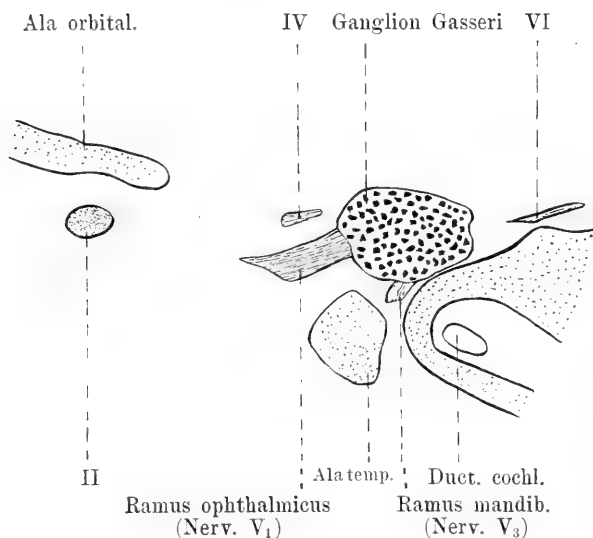


Fig. X.

(Schnitt 471.) Nerv. II, Nerv. IV, Ganglion Gasseri mit V₁ u. V₃, Nerv. VI.

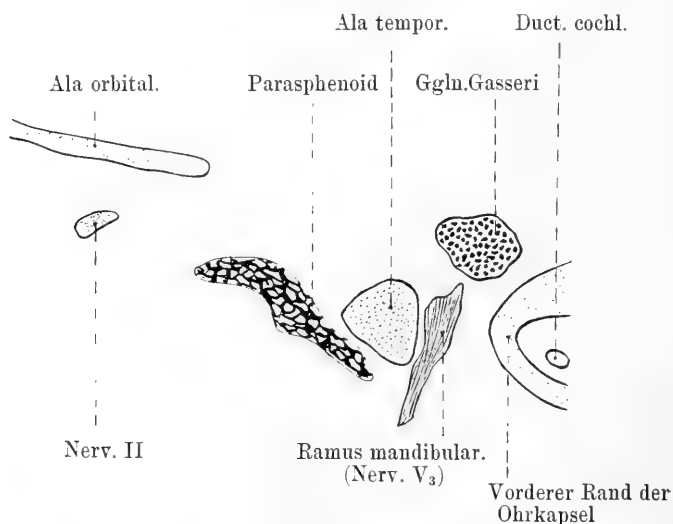


Fig. Y.

(Schnitt 485.) Nerv. II, Ggln. Gasseri und Ramus mandib. Nerv. V.

Knorpelspange ab, die dem Septum eng angelagert ist und nach kurzem Verlauf frei endet. Sie liegt medial vom Nasensack und macht so den Eindruck einer Cartilago paraseptalis (Taf. 14).

An den medialen Abschnitt des oberen Randes schließt sich nach vorn hin ein kurzes Tectum an, das auch in der Mittellinie mit dem Septum verbunden ist (Taf. 14), so daß die beiden Tecta ineinander übergehen. Das Tectum besitzt nur eine geringe sagittale Ausdehnung und zieht sich in der Mittellinie nach vorn hin in eine dünne Knorpelspange aus, die einen konkaven Ausschnitt des oberen Septumrandes überbrückt, vor demselben wieder mit dem Septum zusammenfließt und damit diesen Ausschnitt zu einem Foramen abschließt (Taf. 14). Diese Knorpelspange liegt mit ihrer vorderen Hälfte zwischen den beiden äußeren Naseneingängen. Eine andere paarige Knorpelspange (Taf. 14) läßt auch auf ein früher weiter nach unten reichendes Tectum schließen. Sie steht in keiner knorpeligen Verbindung mit Septum und Tectum und liegt in Gestalt eines Winkelmaßes etwas vor dem Tectum. Das obere Stück (Fig. A) liegt horizontal dicht vor dem Tectum, ziemlich genau quer, der seitliche Teil (Fig. C) biegt stark ventralwärts ab, und würde somit Repräsentant der Nasenseitenwand (Paries nasi) sein. Die Spange steht in bindegewebiger Verbindung mit dem vorderen Tectumrande und ist somit wohl zweifellos auch als ein Rest des Tectum nasi aufzufassen.

An der Vorderfläche des Plan. antorb. schließt sich in einiger Entfernung von der Mittellinie eine schmale Spange an, die erst schräg nach vorn und medialwärts verläuft, den Nasensack medial liegenlassend, vor diesem sich dem Tectum anlegt und schräg nach unten und vorn verläuft (Taf. 14). Dieser dem Septum anliegende Teil ist an 3 Stellen mit ihm verbunden, oben, unten und im unteren Teile nahe der Mitte. Zwischen den Verwachsungen bleiben 2 schmale Spalte übrig, deren oberer etwa doppelt so lang ist wie der untere.

Der obere den Naseneingang medial lassende vom Septum freie Teil (Fig. C u. D) ist leicht als ein Rest der Nasenkapsel-Seitenwand (Paries nasi) zu deuten.

Schwerer ist dies bei dem unteren (Fig. B) dem Septum angehefteten Teil. Doch ist auch dieser wohl ein Teil der Paries nasi und ist nur in die Nachbarschaft des Septums gekommen, da der Nasensack sich dorsalwärts zurückgezogen hat.

Visceralskelet.

In der Fen. vestib. (Fig. S—Z) liegt die Steigbügelplatte, die noch in kontinuierlicher Verbindung mit der Ohrkapsel durch eine

dichte Lage Bindegewebe steht (Fig. Z). An die Platte schließt sich ein kurzes, dickes, seitlich abgeplattetes Stück an, das durch ein kleines Foramen dicht an der Steigbügelplatte durchbohrt wird. Es scheint ein Blutgefäß hindurchzutreten, die Arteria stapedia (Fig. Z). An den Stapes schließt sich vermittels eines Gelenkes der hammerförmige Ambos (Incus) an (Fig. T), dessen Griff horizontal und nach hinten gerichtet ist und mit dem Stapes artikuliert. Von dem dem Vorderende des Griffes angefügten Querschapel des Hammers bildet die laterale Hälfte den Proc. brevis, der etwas nach hinten aufsteigt und sich in die Fossa incudis einlagert; die medial

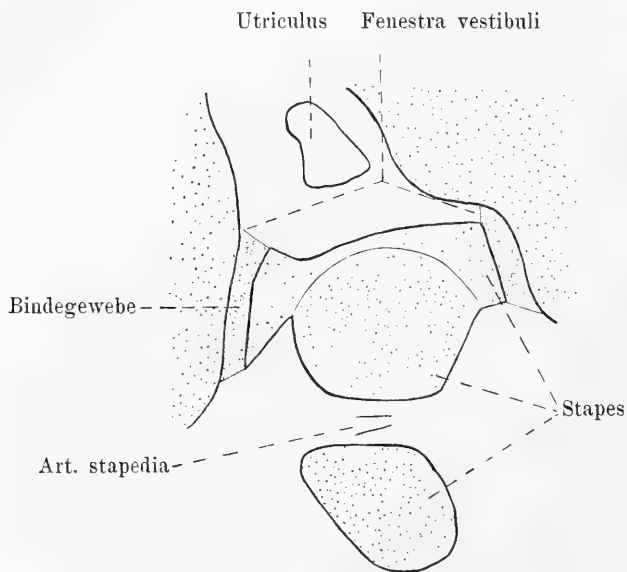


Fig. Z.

(Schnitt 519.) Schnitt durch Stapes mit Arteria stapedia.

gerichtete Hälfte bildet die Gelenkfläche, die in die Pfanne des Malleus eingreift.

Der Malleus ist repräsentiert durch das verdickte und merkwürdig gestaltete Ende des MECKEL'schen Knorpels (Taf. 13). Der ausgedehnte Hauptteil des Hammers (Caput mallei) besitzt eine lateralwärts stark konvex gekrümmte Oberfläche und eine medialwärts blickende stark konkave Pfanne (Fig. U), die der Gelenkfläche des Ambos anliegt. Vom unteren Teil des Kopfes geht nach innen und vorn ein dicker, plumper Fortsatz (Manubrium mallei) aus, während

sich etwa aus dem mittleren Drittel des Vorderrandes des Kopfes der MECKEL'sche Knorpel anschließt nach vorn und medialwärts (Taf. 14). Der Hammer ist nicht durchbohrt. Der Verlauf der Chorda tympani konnte nicht festgestellt werden.

MECKEL'scher Knorpel.

Den hinteren Gelenkkopf des MECKEL'schen Knorpel (Taf. 13 u. 3) bildet der Hammer (s. o.). Er verläuft zuerst in scharfem Knick medial abbiegend unter dem vorderen Teil der Ohrkapsel, allmählich mehr nach vorn sich wendend, um etwa senkrecht unter dem Carotis-Foramen, wo er am breitesten und dorsoventral stark abgeplattet ist, parallel der Schädelbasis als wagrechter Stab nach vorn zu verlaufen; dieses gerade Stück wird kurz vor seiner Verschmelzung mit der anderen Hälfte durch eine medialwärts gehende Ausbuchtung unterbrochen. Unter dem Rostrum biegt er nach medial um und vereinigt sich mit dem Knorpelstab der anderen Schädelhälfte (Taf. 13).

Allgemeines.

Im Nachfolgenden sollen die Abweichungen besprochen werden, durch die das Primordialcranium von *Globiocephalus melas* sich von denen von DE BURLET beschriebenen der *Phocaena communis* I, II und *Balaenoptera rostrata* unterscheidet; soweit das von *Glob. melas* mit denen von *Phocaena* übereinstimmt, sei auf die Arbeiten von DE BURLET (4—6) verwiesen.

Die Gesamtlänge des Embryos, eines Weibchens, betrug 13,3 cm, die Länge des Kopfes von der Schnauzenspitze über den Scheitel bis in die Gegend des Atlanto-Occipitalgelenkes gemessen etwa 5 cm und von der Schnauzenspitze in der größten Sagittalebene horizontal bis an das Occipitale 3,6 cm (DE BURLET's Embryonen maßen 4,8 und 9,2 cm Totallänge).

Das Chondrocranium ist auf der Höhe seiner Ausbildung, wenn auch an vielen Stellen alter Knorpel, an wenigen beginnende Ersatzverknöcherung anzutreffen ist. Der Grindwal wird etwa 3—4 mal so lang wie der Brautfisch. So ist es vielleicht erklärlich, daß bei einem relativ so großen Embryo im Vergleich mit dem 4,8 cm langen von DE BURLET das Chondrocranium noch in allen seinen Teilen erhalten und noch nicht, abgesehen von dem vorderen dorsalen Teil der hinteren Schädelwandbegrenzung, der Verknöcherung verfallen ist. Bei Betrachtung des Modells fällt zunächst die Ver-

schiebung der linken Schädelhälfte in caudaler Richtung auf.¹⁾ Ich glaube, daß diese Asymmetrie, die ja sonst bei erwachsenen Walen nur in der Ethmoidalgegend auftritt, auf eine Ungenauigkeit beim Aufbau der Wachsplatten zurückzuführen ist, zumal vorliegender Schädel sagittal geschnitten von rechts nach links zusammengesetzt wurde.

Die basalen Teile der Occipitalregion zeigen keine wesentlichen Abweichungen, dagegen ist die große dorsale Ausdehnung der hinteren und lateralen Schädelwandbegrenzung in die Augen springend. Der vorderste und oberste Teil ist ja verknöchert, eine Erscheinung von der DE BURLET bei *Phocaena* und *Bal. rostrata* nichts erwähnt.

Da kein Säugerprimordialcranium sonst ein so stark proximo-dorsal ausgebildetes Tectum post. besitzt, möchte ich es beim Wal als eine sekundäre Erscheinung betrachten. Die starke Ausbildung des beim erwachsenen Wal bis fast zu den Nasalia reichenden Supraoccipitale ist zweifellos eine Anpassungserscheinung an die Druckverhältnisse im Wasserleben. Die Ausdehnung des Supraoccipitale bei den Zeuglodontiden (23, p. 405 ff.) ist noch nicht so stark wie bei den rezenten Walen; wie sie bei den Land bewohnenden Vorfahren der Cetaceen war, ist uns nicht bekannt. Daß aber bei Nichtvorhandensein eines so großen Supraoccipitale auch kein knorpliges Vorstadium anzutreffen ist, ist ziemlich einleuchtend. Erst die Lebensweise im Wasser scheint das große Tectum posterius der Globiocephalen hervorgerufen zu haben.

Die Ohrkapsel der Wale weicht durch ihre Gestalt und Lage zum Schädel von der anderer Säuger erheblich ab. Die später vollständige Loslösung der Ohrkapsel vom Schädel macht sich bereits beim Embryo dadurch bemerkbar, daß sie nur mit wenigen schwachen Brücken mit dem Schädel zusammenhängt. Sofort ins Auge fallend ist die kolossale Ausdehnung des cochlearen Teiles gegenüber dem canaliculären (Taf. 15). Das ist im höchsten Maße verwunderlich, daß die Wale, bei denen die Unmöglichkeit der Übertragung der Schallwellen mittels des Schalleitungsapparats dargetan ist und bei denen auch sonst eine bedeutende Hörfunktion nicht zu vermuten ist, eine derart große Cochlea, den Sitz der Schallperception, haben, während der canaliculäre Teil, der Sitz des Gleichgewichtsempfindens, ganz außerordentlich klein ist. Gerade

1) Diese Asymmetrie ist auf den Tafeln beseitigt worden.

dieser müßte eigentlich beim Orientieren im Wasser stärker ausgebildet sein. Während beim Menschen sich der Rauminhalt der Schnecke zu dem Rauminhalt des Vorhofes wie 1:1,47 verhält, ist nach den Untersuchungen von M. CLAUDIUS (7) beim Weißwal (*Beluga leucas*) das Verhältnis wie 1:0,057, und ähnlich dürfte es bei *Globiocephalus* sein. Wie das Verhältnis bei *Phocaena* ist, s. DE BURLET I, p. 541 ff.

DE BURLET (4, p. 553) schreibt, daß die Fußplatte des Stapes nirgends homokontinuierlich mit der Ohrkapsel zusammenhänge, daß man aber den Eindruck habe, als könne früher ein homokontinuierlicher Zusammenhang bestanden haben. Bei vorliegendem Embryo steht sie durch eine dichte Lage Bindegewebe in engster Verbindung mit dem Knorpel (Fig. Z). Dagegen deutet eine Besonderheit an der Fußplatte auf das spätere Loslösen von der kontinuierlichen Verbindung mit der Ohrkapsel hin. Die Fußplatte besteht aus zwei verschiedenen Knorpelzonen (Fig. Z). Der mediale Teil wird wesentlich durch die Fußplatte dargestellt. In seinem Bereich sind die Knorpelhöhlen sehr groß und die Grundsubstanz auf ein Balkenwerk reduziert. Der laterale Teil stellt den Stiel dar; in seinem Bereich sind die Knorpelhöhlen kleiner, somit die Grundsubstanz reichlicher. Die Grenze zwischen beiden Zonen ist sehr scharf und springt stark konkav in die Fußplatte hinein vor, so daß der mediale von dem lateralen wie von einer Gelenkpfanne umfaßt wird (Fig. Z). Nach DE BURLET'S (4, p. 553) Befunde glaube ich, daß sich auf späteren Stadien von *Glob. melas* keine kontinuierliche Verbindung des Stapes mit der Ohrkapsel wird finden lassen, wiederum ein Hinweis dafür, daß bei den Vorfahren der Wale die Gehörknöchelchen zum Hören benutzt wurden, jetzt aber bei den rezenten Cetaceen durch ihre Loslösung von der Ohrkapsel nicht mehr zum Fortpflanzen von Schallwellen dienen können.

Eine weitere Eigentümlichkeit im Gebiete der Ohrkapsel bietet das Verhalten des Ductus endolymphaticus, auf das bereits hingewiesen wurde. Wie diese Verhältnisse bei *Phocaena* liegen, schreibt DE BURLET nicht. Nach seiner Textfig. 6 (4, p. 531) möchte ich jedoch annehmen, daß das Verhalten des Kanales dort ähnlich ist; er hat zwischen Utriculus und Sacculus einen kleinen quergetroffenen Gang gezeichnet, der, auf meinen Präparaten genau so liegend, der Verbindungsgang zwischen Utriculus und Sacculus ist (Canalis utriculo-saccularis); er ist außerordentlich kurz, da nur auf 3 Schnitten zu sehen.

Die Lamina parietalis, die bei *Phocaena* II nur einen sehr kleinen Kamm darstellt, reicht bei *Globiocephalus* weit dorsal hinaus, wie bei *Balaenoptera rostrata* (Taf. 14).

Auf der Grenze zwischen Planum basale und Trabekelplatte (Fig. A) (Taf. 12) findet sich in der Mitte ein tiefer bis zur Hälfte der Basis herunterreichender Spalt, der mit Bindegewebe erfüllt ist. Er weist wohl darauf hin, daß sich hier ein primitives Verhalten in der Verknorpelung beider Teile darstellt. Planum basale und Trabekelplatte scheinen gesondert zu verknorpeln, sind dann später an den Seiten verschmolzen, und nur in der Mitte weist ein Spalt auf die gesonderte Verknorpelung der beiden Teile hin.

Die Trabekelplatte ist durch den Can. cranio-pharyng. durchbohrt (Fig. A), bei *Phocaena* I nicht, jedoch bei *Phocaena* II und *Bal. rostrata*.

Die Carotis bei *Phocaena* I und II tritt nicht durch ein Foramen in das Schädelinnere, sondern durch eine Incisura. Doch deuten Restknorpel auf ein früher vollkommen geschlossenes Foramen hin. Ein derartiges For. carot. besitzt *Globiocephalus*. Eine Commiss. ali-cochl. verbindet die Ohrkapsel mit der dorsalen Wurzel der Ala tempor. und bildet den äußeren Abschluß dieses Foramens.

Die Ala temporalis zeigt im lateralsten Teile eine winzige Öffnung (Taf. 12) durch Bindegewebe angefüllt. Ihr lateralster keulenförmig verdickter Teil berührt beinahe ein nach vorn ventral vorspringendes Stück der Lamina pariet. (Taf. 14).

Die Ala orbit. ist ausgedehnter als bei *Phocaena* und ähnelt darin der anderer Säuger. Ein Teil der Ala orbit. springt nach vorn vor und nähert sich dem Plan. antorbit., der Hinterwand der Ethmoidalgegend (Taf. 13) so, daß man wohl an eine frühere orbito-ethmoidale Verbindung denken kann, zumal die Zahnwale, soweit bekannt, die einzigen Säuger sind, denen eine Commiss. sphenothmoid. fehlen sollte. Bei *Bal. rostrata* ist sie vorhanden. Betrachtet man sich die 3 Modelle von *Globiocephalus*, *Phocaena* I und II, so sieht man, wie die hintere und vordere Begrenzung der Fiss. orbit-nasal. sich immer weiter voneinander entfernen, so daß man wohl zu obigem Schlusse kommen kann. Vielleicht bringt das Studium noch kleinerer Stadien darüber Klarheit.

Von einer Commiss. orbit.-capsul. kann bei *Globiocephalus* nicht gesprochen werden. Wohl aber ist eine sehr breite Commiss. orbit.-pariet. (Taf. 14) vorhanden, von der Ala orbit. zur Lam. pariet.

Die Ala orbit. zeigt in ihrem lateralsten Teile kein Foram.

Die *Taenia prooptica* besitzt auf der Ventralseite einen kleinen Knorpelfortsatz (Taf. 13), wie *Phocaena* I, er fehlt dagegen auf der Ventralseite der *Taenia metoptica*, die bei *Globiocephalus* nicht mit so dünner Basis wie bei *Phocaena* I aus der Trabekelplatte entspringt, wenn auch die *Taenia metoptica* schmaler ist als die *Taenia prooptica*. Vielleicht ist die schmale *Taenia metoptica* ein Übergang zum gänzlichen Schwunde derselben, wie es bei *Phocaena* II der Fall ist. Dagegen besitzt wieder *Bal. rostrata* eine außerordentlich breite *Taenia metoptica*.

Was das Cavum epiptericum betrifft, so habe ich bei *Globiocephalus* weder Restknorpel noch sonst Andeutung der primären Schädelseitenwand gefunden.

Der Verlauf der Carotis ist derselbe wie bei *Phocaena*.

Von der Andeutung eines Septum interorbitale ist bei *Globiocephalus* nichts zu finden.

Während das Primordialcranium von *Globiocephalus* im großen und ganzen dem Säugertypus sehr ähnlich sieht, weicht die Ethmoidalgegend hiervon erheblich ab und gibt dem Primordialcranium des Wals bereits sein eigenartiges Gepräge, wenn auch noch nicht in dem Maße wie beim erwachsenen Wal. Besonders in die Augen fallend ist das zum Rostrum verlängerte Septum nasi. Eine Lamina cribrosa ist nicht vorhanden, auch wurden Olfactoriusreste nicht gefunden. Bei *Phocaena* liegt auf der Grenze zwischen Ethmoidal- und Orbitotemporalregion jederseits ein kleines Knorpelstück, das *Globiocephalus* fehlt; dafür hat er auf dem Planum antorbitale dicht neben der Stelle, wo sie bei *Phocaena* sitzen, auf beiden Seiten 2 kleine Knorpelstücke (Taf. 12—14). Über die Deutung der Cartilago paraseptalis bin ich anderer Meinung als DE BURLET. Ich halte das vorn am Septum anliegende Stück für einen Rest der Paries nasi und das vom Planum antorb. nach vorn verlaufende Knorpelstück, das er Proc. parasep. post. (5, p. 675) nennt, für einen hinteren Teil der eigentlichen Cartil. parasept. Die Lage des unteren Teiles der Paries, dicht am Septum, so daß man den Eindruck haben kann, als wenn dies Stück früher medial vom tiefer gelegenen Naseneingang gelegen hat, glaube ich durch die Druckverhältnisse auf den vorderen Teil des Rostrum und Septum erklären zu können, so, daß dieses Stück der Paries allmählich sich mehr medial verlagert hat. Die Nasenöffnung liegt bereits genau so hoch wie beim erwachsenen Wal (Fig. A). Vom Tectum nasi scheint noch mehr vorhanden zu sein als bei den Phocaenen. Die oben erwähnte rechtwinklig gebogene Spange

scheint ein Überrest des früher natürlich bedeutend größer gewesenen Tectum zu sein.

DE BURLET (4, p. 554) gibt einige vergleichende Zahlen an für das Verhältnis der Länge des Schädelinneren zum größten proximodistalen Schäeldurchmesser. Die erstere Entfernung wird als 1 angenommen. Zum Vergleich und zur Vervollständigung füge ich die Zahlen einiger Walembryonen ein, die ich auf den Färöern erbeutete, sowie solcher aus dem hiesigen Zoologischen Museum. Die Zahlen von *Homo* stammen von dem Modell von O. HERTWIG, von *Echidna* von dem von E. GAUPP und die von *Felis* von einem von mir halbfertig gestellten Wachsmodeill. Zur Übersicht habe ich die Zahlen von DE BURLET mitaufgenommen.

<i>Homo sapiens</i> (8 cm St.-Scheitell.)	0,875 : 1 cm
<i>Phocaena</i> (4,8 cm) DE BURLET	1,16 : 1
Kaninchen (VOIT)	1,24 : 1
<i>Felis dom.</i> (2,7 cm i. d. Seitenlänge)	1,25 : 1
<i>Globioc. melas</i> (13,3 cm)	1,3 : 1
<i>Phocaena</i> (9,2 cm) DE BURLET	1,45 : 1
<i>Globioc. melas</i> (28 cm)	1,67 : 1
<i>Globioc. melas</i> (41 cm)	1,76 : 1
<i>Megaptera boops</i> (36,5 cm)	1,95 : 1
<i>Echidna</i> (neon.)	2,15 : 1
<i>Phocaena</i> (erwachsen)	2,75 : 1
<i>Balaenopt. musculus</i> (120 cm)	3,03 : 1
<i>Globiocephalus</i> (erwachsen)	3,2 : 1
<i>Balaenopt. musculus</i> (ca. 200 cm)	3,44 : 1
<i>Delphinus sp.</i> (erwachsen)	3,75 : 1
<i>Delph. gangeticus</i>	6,0 : 1
<i>Balaenopt. rostrata</i> (erwachsen)	7,23 : 1

Auch zum Vergleich des Quer- zum Längsdurchmesser des Schädels seien die Zahlen dreier Grindwalembryonen eingefügt, die zeigen, wie mit wachsender Länge des Embryos der Querdurchmesser im Verhältnis zum Längsdurchmesser größer wird.

	Breite : Länge
<i>Phocaena</i> (4,8 cm)	0,7 : 1
<i>Phocaena</i> (9,2 cm)	0,8 : 1
<i>Phocaena</i> (erwachsen)	1,4 : 1
Kaninchen (VOIT)	0,6 : 1
<i>Globiocephalus</i> (13,3 cm)	0,73 : 1

Globiocephalus (28 cm) 0,96 : 1

Globiocephalus (41 cm) 1 : 1

Megapt. boops. (36,5 cm) 0,79 : 1

Globiocephalus-Embryo von ca. 50 cm wird bereits einen größeren Quer- als Längsdurchmesser besitzen. Interessant ist auch, wie konstant das Wachstum von Oberkieferspitze bis äußere Nasenöffnung ist im Gegensatz zu Nasenöffnung—Scheitel, welche letztere Entfernung bei einer Reihe verschieden langer Tiere nicht im Verhältnis zu deren Länge wächst, sondern ganz unregelmäßige Zahlen ergibt.

(Maße nach KÜKENTHAL (18, p. 224 ff.) in cm.)

*Globiocephalus melas.*¹⁾

Direkte Körperlänge	41	28	23,5	15,7	13,3	12,2
Oberkiefersp.—äuß. Nasenöffng.	7,5	5,8	4,0	2,2	2,1	2,0
Nasenöffnung—Scheitel	2,0	2,8	1,85	2,4	1,7	2,1

*Lagenorhynchus acutus.*²⁾

Direkte Körperlänge	12,1	9,75	7,2
Oberkiefersp.—äuß. Nasenöffng.	1,9	1,5	1,1
Nasenöffnung—Scheitel	1,3	2,0	0,9

Der Stapes wurde bereits bei der Ohrkapsel besprochen. Der Incus weist nichts Besonderes auf. Der Malleus ist nicht durchbohrt. Das Gleiche ist bei *Phocaena* I und II und bei *Balaenoptera rostr.* der Fall. BÖNNINGHAUS fand bei Zahnwalen den Hammerkopf durch die Chorda tympani durchbohrt. HANKE (17, p. 515) schreibt, daß nach seinem Befunde auch bei Bartenwalen die Chorda tympani den Hammerkopf durchbohrt.

Embryo von *Globiocephalus melas.*

(Angabe der Maße nach W. KÜKENTHAL (18, p. 224 ff.) in cm.)

1. Direkte Körperlänge	13,3
2. Länge über den Rücken	18,5
3. Oberkieferspitze—äußere Nasenöffnung	2,1
4. Nasenöffnung—Scheitel	1,7
5. Länge in der Seitenlinie	14,7
9. Unterkieferspitze—Mundwinkel, längs des Unterkiefers	1,25
10. Mundwinkel—Vorderrand der Brustflosse	1,6

1) Von DE BURLET und mir auf den Færöern erbeutet.

2) Aus dem hiesigen Zool. Museum.

11. Länge der Basis der Brustflosse	0,85
12. Hinterrand der Brustflosse—Schwanzende	10,3
13. Länge in der Bauchlinie	12,4
14. Unterkieferspitze—Nabelmitte	5,3
15. Nabelmitte—äußeres Geschlechtsorgan	1,7
17. Geschlechtsorgan—After	0,35
18. After—Schwanzende	5,05
19. Körperumfang über dem Scheitel	8,2
20. Körperumfang über dem vorderen Brustflossenansatz	8,0
21. Körperumfang in der Nabelgegend	9,0
22. Körperumfang in der Rückenflossengegend	9,0
23. Breite des Oberkiefers, von den Mundwinkeln über die Außenfläche gemessen	3,7
24. Länge des Unterkiefers, von den Mundwinkeln über die Außenfläche gemessen	1,9
26. Größte Breite der Brustflosse	0,85
28. Schwanzflossenbreite direkt gemessen	2,0
30. Längsdurchmesser der Schwanzflosse vom oberen An- satz der Flügel zum Schwanzende	1,55

Literaturverzeichnis.

1. 1901. BÖNNINGHAUS, Zur Anat. u. Physiol. des Walohres, in: Verh. deutsch. otol. Ges., 10. Versammlung.
2. 1903. —, Das Ohr des Zahnwales, in: Zool. Jahrb., Vol. 19 Anat.
3. 1910. BÜTSCHLI, OTTO, Vorlesungen über vergl. Anat., Lief. 1, Leipzig.
4. 1913. DE BURLET, H. M., Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels I., in Morphol. Jahrb., Vol. 45.
5. 1913. —, —, II. ibid., Vol. 47.
6. 1914. —, —, III. ibid., Vol. 49.
7. 1858. CLAUDIUS, Physiol. Betrachtungen über das Gehörorgan der Cetaceen etc., Kiel.
8. 1902. DENKER, ALFRED, Zur Anat. des Gehörorganes der Cetaceen, in: Anat. Hefte, H. 62 (Vol. 19).
9. 1849. ESCHRICHT, D. F., Untersuchungen über die nordischen Walthiere, Leipzig.
10. 1869. —, Ni Tavler til Oplysning af Hvaldyrenes Bygning, in: Vid. Selsk. Skr., naturw. math. Afd. (5), Vol. 9.
11. 1901. FISCHER, EUGEN, Primordialcranium von Talpa europaea, in: Anat. Hefte, Vol. 17.
12. 1888. FLOWER, Einl. in die Osteologie der Säugetiere, Leipzig.
13. 1900. GAUPP, E., Das Chondrocranium von Lacerta agilis, in: Anat. Hefte, Vol. 14.
14. 1906. —, Die Entwicklungsgeschichte des Kopfskeletts, in: O. HERTWIG, Handb. vergl. experiment. Entwicklungslehre Wirbeltiere, Vol. 3, Teil 2.

15. 1908. GAUPP, E., Zur Entwicklungsgeschichte u. vergl. Morphol. des Schädels von *Echidna aculeata* var. *typica*, in: Jena. Denkschr., Vol. 6, Lief. 2 (SEMON, Zool. Forschungsreise, Vol. 2, Abt. 2).
16. 1911. —, Ueber den Nervus trochlearis der Urodelen und über die Austrittsstellen der Gehirnnerven aus dem Schädelraum im allgemeinen, in: Anat. Anz., Vol. 38, No. 16 u. 17.
17. 1914. HANKE, HERBERT, Ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie des äußeren und mittleren Ohres der Bartenwale, in: Jena. Ztschr. Naturwiss., Vol. 51.
18. 1893. KÜKENTHAL, W., Vergl. anat. u. entwicklungsgeschicht. Untersuchungen an Waltieren, in: Jena. Denkschr., Vol. 3, Teil 2.
19. 1912. MATTHES, ERNST, Zur Entwicklung des Kopfskeletts der Sirenen, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 48.
20. 1911. OLMSTEAD, M. P., Das Primordialcranium eines Hundembryo, in: Anat. Hefte, Abt. 1, Vol. 43.
21. 1906. PETER, K., Die Methoden der Rekonstruktion, Jena.
22. 1909. VOIT, H., Das Primordialcranium des Kaninchens etc., in: Anat. Hefte, H. 116 (Vol. 38).
23. 1911. v. ZITTEL, KARL A., Grundzüge der Palaeontologie II, Vertebrata, 2. Aufl., München u. Berlin.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 12.

Primordialcranium eines Grindwalembryos von 3,3 cm Länge, von oben gesehen.

Tafel 13.

Dasselbe, von unten gesehen.

Tafel 14.

Dasselbe, von der linken Seite gesehen.

Tafel 15.

Linke Ohrkapsel eines Grindwalembryos von 13,3 cm Länge, von oben gesehen.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Anatomie und Histologie von *Bythinella dunkeri*,

nebst einem

Anhang über vier neue Cercarien aus derselben.

Von

Aloys Bregenzer.

(Aus dem Zoologischen und vergleichend-anatomischen Institut
der Universität Bonn.)

Mit Tafel 16 und 31 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	238
Untersuchungsmethoden	239
Äußere Körperform	240
Kopf und Fuß	242
Pallialorgan (Mantelrand, Kieme, Hypobranchialdrüse)	246
Niere	248
Organe des Blutkreislaufes	248
Nervensystem	249
Sinnesorgane (Augen, Statocysten, Osphradium, Tastborsten)	252
Verdauungswerkzeuge (Kiefer, Zunge, Radula, Pharynx, Ösophagus, Magen, Krystallstielsack, Leber, Enddarm)	252
Generationsorgane (Hoden, Vas deferens mit Anhangsdrüse, Penis mit Drüsenrute, Ovar, Ovidukt mit Anhangsdrüse, Eiweißdrüse, Receptaculum seminis)	266
Systematische und vergleichend-anatomische Beobachtungen	273
Öcologische Beobachtungen	278
Die Parasiten der <i>Bythinella dunkeri</i> (<i>Cercaria repens</i> , <i>elastica</i> , <i>bipunctatarmata</i> und <i>elegans</i>)	281

Einleitung.

Um einem in der malacozoologischen Literatur vielfach geäußerten Wunsche nach einer genaueren Kenntnis des Genus *Bythinella* nachzukommen, unterzog ich auf Anraten von Herrn Prof. VOIGT *Bythinella dunkeri*, die Charakterform des rheinisch-westfälischen Schiefergebirges, einer näheren anatomischen und histologischen Untersuchung. Herrn Prof. VOIGT bin ich für die vielfachen Ratschläge und Anregungen während meiner Untersuchungen zu ganz besonderem Danke verpflichtet. Herrn Prof. HESSE möchte ich auch an dieser Stelle für die mir bei der Druckbarmachung meiner Arbeit erteilten Anweisungen meinen herzlichen Dank aussprechen. Ein Auszug meiner anatomischen Feststellungen ist bereits im ersten Januarheft des Zoolog. Anzeigers 1914 erschienen.

Es gibt wohl keine Gastropodengattung, die hinsichtlich ihrer systematischen Einordnung ein so wechselvolles Geschick gehabt hat wie gerade die Gattung *Bythinella*. So wurde die heutige Art *Bythinella viridis* von DRAPARNAUD in seiner Histoire des Mollusques (1805) gar als *Cyclostoma viridis* aufgeführt.

LAMARCK brachte unsere Kleinschnecken in der Gattung *Paludina* unter. HARTMAN trennte sie als Hydrobiae von dieser ab. MOQUIN-TANDON stellte sie in seine Gattung *Bythinia*, die er jedoch in zwei Untergattungen einteilte, in *Bythinella* und *Elona*, letztere mit den größeren Formen von der Gruppe der *Bythinia tentaculata* (Histoire des Mollusques de France 1855). 2 Jahre später faßte FRAUENFELD¹⁾ die Kleinformen in einer besonderen Gattung zusammen, die er *Paludinella* nannte. Während MOQUIN-TANDON die von ihm eingeführte Bezeichnung selbst nicht als Gattungsnamen verwandte, wurde sie von späteren Forschern jedoch in dem Sinne benutzt (CLESSIN). Andere Systematiker machten sich die Nomenklatur FRAUENFELD'S zu eigen (LEUNIS-LUDWIG). CLESSIN, der die erstere Bezeichnung wählte, rechtfertigte dies in seiner Exkursionsfauna mit folgenden Worten (p. 325): „Zur Bezeichnung des Genus habe ich den Namen *Bythinella*, Moq.-TAND. nur aus Zweckmäßigkeitsrücksichten gewählt, weil derselbe nicht nur von den nordamerikanischen Malakozoologen allgemein angenommen wurde, sondern auch, weil derselbe nach der ihm von seinem Autor gegebenen Begrenzung am meisten meiner Auffassung des Genus entspricht. Wenn auch zur Zeit noch

1) Vgl. FRAUENFELD, Über die Paludinen aus der Gruppe der *Paludina viridis*.

keine durchschlagenden Differenzen zwischen dem vorstehenden Genus und dem Gen. *Hydrobia* und *Vitrella* bekannt sind, so halte ich es doch für gerechtfertigt, die Süßwasserarten von den Brackwasserspecies zu trennen, und beide in besondere Genera zusammenzustellen.“ Mit der Einbürgerung der Bezeichnung *Bythinella* war zwar die frühere Konfusion beseitigt, das Bedürfnis nach einer genauen Kenntnis der mehr oder weniger willkürlich zusammengestellten Formen aber um so brennender. Ganz in diesem Sinne sind die Worte zu verstehen, die LAMPERT in seinem „Leben der Binnengewässer“ mit Bezug auf *Bythinella* gebraucht: „So mühsam das Sammeln und die Bestimmung dieser kleinsten Schnecken ist, so lohnend ist das Studium ihrer geographischen Verbreitung, und von besonderem Verdienst wäre eine genaue Untersuchung der Anatomie des Tieres, welche freilich bei der Kleinheit des Objektes auf ganz ungewöhnliche Schwierigkeiten stößt.“ Da wir von *Lartetia* (*Vitrella*) durch SEIBOLD eine eingehende und von *Hydrobia* durch HENKING eine wenn auch unvollständige Beschreibung besitzen, wird die Untersuchung eines Vertreters der Gattung *Bythinella* um so fruchtbarer sein, als wir am Schluß unserer Abhandlung in der Lage sein werden, das von CLESSIN in obigem Zitat angedeutete Problem zu einer definitiven Lösung zu führen.

Untersuchungsmethoden.

Das zur Untersuchung verwandte Material stammt aus einer Quelle im königl. Forst Siebengebirge, an der Straße von Stallberg nach Schreck (Kreis Siegburg). Da wegen der Kleinheit der Schnecke die Weichteile nicht ohne größere Verletzung aus der Schale herauspräpariert werden konnten, bestand meine erste Aufgabe darin, die Tiere durch Betäubungsmittel in ausgestrecktem Zustand abzutöten. Zu diesem Zweck benutzte ich zunächst verschiedenprozentige Lösungen von Chloralhydrat und Ausschüttelungen von Chloroform und Äther in Wasser, jedoch ohne Erfolg. Sobald das Betäubungsmittel dem Wasser zugesetzt wurde, in dem sich die Schnecken befanden, zogen diese sich in ihr Gehäuse zurück, um erst wieder herauszukommen, wenn das Gift beseitigt und das Becken wieder mit frischem Wasser gefüllt wurde. Auch mit Kokain hatte ich anfangs geringen Erfolg. Als ich jedoch 1%ige Kokainlösung durch einen Streifen Fließpapier langsam in ein tieferstehendes Gefäß hinüber diffundieren ließ, das in frischem, kühlem Leitungswasser die lebhaft umherkriechenden Schnecken enthielt, wurden binnen einer Stunde 70—90% aller Tiere

im ausgestreckten Zustand derart betäubt, daß sie mit der Pinzette zur Fixierung in Sublimatlösung gebracht werden konnten. Diese Methode ist jedoch nur dann von gutem Erfolg, wenn während der Betäubung das Gefäß vor Erschütterungen bewahrt bleibt. Die geringsten Schwankungen der Tischplatte veranlassen die Mehrzahl der schon scheinbar bewegungslosen Tiere, sich plötzlich in ihr Gehäuse zurückzuziehen. Zur Weiterbehandlung wurden die Schnecken dann in 70 % igem Alkohol unter vorsichtigem Zusatz von Salzsäure entkalkt, was ungefähr eine Woche in Anspruch nahm. Nach der Entkalkung bleibt von der Schale noch die außerordentlich derbe und zähe Conchioliumschicht zurück. Ein Teil des so erhaltenen Materials wurde dann zur Paraffineinbettung in der üblichen Weise behandelt und Schnitte von 10 und 5μ Dicke hergestellt. Zur Färbung derselben erwies sich Hämatoxylin und Eosin am geeignetsten. Die Anatomie wurde teils durch graphische Rekonstruktion, hauptsächlich aber durch Präparation ganzer Tiere unter dem ZEISS'schen Binokular mit Objektiv a_2 und a_3 und Okular 2 und 4 festgestellt. Zu diesem Zweck benutzte ich in der linken Hand eine außerordentlich feine und dünne Präpariernadel, in der rechten eine gröbere Nadel, die ich durch Plattschleifen in ein Miniaturmesser mit scharfer Schneide verwandelt hatte. Mit dieser Methode gelang es mir nach längerer Übung, sämtliche Organe in ihrem natürlichen Zusammenhang herauszupräparieren. Die Totalpräparate wurden mit alkoholischer Boraxkarmin-Lösung gefärbt und in Canadabalsam eingeschlossen. Zur Isolierung der Radula macerierte ich entkalkte Schnecken in Kalilauge. Um den Dentikelbesatz der einzelnen Zähne genauer studieren zu können, wurde die Radula auf einem Objektträger unter dem Binokular in einzelne Teile zerzupft und dann in Glyceringelatine eingeschlossen.

Äußere Körperform.

Die Schale hat 4—5 Windungen. Es erübrigt sich auf die Form derselben näher einzugehen, da hierüber in systematischen Tabellen bereits gute Beschreibungen vorliegen. In älteren Werken werden die Gehäuse als olivengrünlich bezeichnet, eine Angabe, die jedoch nicht auf alle Vertreter der Species paßt. Der größte Teil der von mir untersuchten Gehäuse war zwar olivengrünlich, ein anderer Teil aber heller und durchsichtiger. Namentlich für die jüngeren Schnecken trifft die letztere Bemerkung zu. Ungefähr 15—20% aller Schalen fallen durch ihre schwarzbraune oder gar

total schwarze Farbe auf. Die schwarzen Gehäuse sind vor allem durch eine dickere Schale ausgezeichnet. Ihr Pigment bildet eine leicht abschabbare Auflagerung. Während man die Anwachsstreifen der pigmentarmen Gehäuse meist gut verfolgen kann, ist dies bei den dunkleren Formen nicht möglich. Unter letzteren fand ich auch die größten Exemplare, die 3 mm lang waren, während sonst die Schalenlänge zwischen 1,5 und 2,3 mm schwankt. Nach dem Absterben ihrer Bewohner nehmen die Gehäuse eine weißliche Farbe an.

Das Operculum (Fig. A) ist oligogyr und besitzt meist eine schwarzbraune Auflagerung. Es hat $2\frac{1}{2}$ Windungen, die jedoch nur bei besonderer Beleuchtung deutlich wahrzunehmen sind. Der Nucleus der Spirale liegt auf der linken Seite des Fußrückens und ist der Spindelecke stark angenähert. Das Operculum ist bei weitem nicht groß genug, um die Mündung der Schale abzuschließen. Die Folge davon ist, daß beim Zurückziehen der Weichteile das Operculum in beträchtliche Tiefe des Gehäuses zu liegen kommt.

Am ausgestreckten Tier sieht man hinten an der Tentakelbasis die Augen liegen. Hinter denselben fällt ein glänzender Fleck auf. An der Tentakelspitze kann man eine Anzahl starrer Borsten wahrnehmen. Durch die Schnauzenwand erblickt man als ovale braun-gefärbte Körper die Zungenknorpel, deren Bewegungen man infolgedessen gut verfolgen kann. Über dem Pharynx hebt sich auf jeder Seite von der Mittellinie ein dunkel pigmentierter Streifen ab (Fig. 2 *Pi*). Am Vorderrand des Fußes fällt eine stark flimmernde Rinne (Fig. 1 *Flr*) auf. Liegt das Tier auf dem Rücken, so kann man auch auf der Fußsohle eine lebhafte Flimmerbewegung verfolgen. Bei weitausgestreckten männlichen Tieren erkennt man mitunter im Nacken die Basis des zweiteiligen Penis.



Fig. A.
Operculum. 30:1.

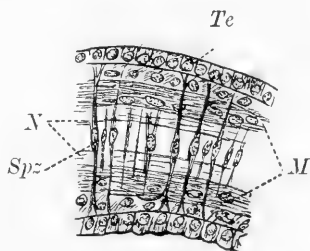


Fig. B.
Längsschnitt durch einen Teil eines
Tentakels. 300:1.

Kopf und Fuß.

Der Kopf beginnt mit der kontraktilen Schnauze, die im Zustand der Ruhe vorn mit einer deutlich abgesetzten Scheibe abschließt (Fig. 1). In der Mitte dieser Verbreiterung liegt als nahezu senkrechte Spalte die Mundöffnung. Wird die Schnauze aber zum Erfassen von Nahrungsbestandteilen vorgeschoben, so erblickt man nunmehr die Mundöffnung als längliche Einsenkung zwischen zwei winzigen seitlichen Zipfeln. Eine ähnliche Beobachtung kann man machen, wenn die Schnauze stark kontrahiert ist. Ihre Kontraktilität kommt dadurch zustande, daß vom Columellaris abgezweigte Muskelzellen (Fig. D *Sr*) sich in verschiedener Höhe am Schnauzenepithel inserieren und durch ihre Kontraktion dasselbe in Falten legen. Von den dorsalen Retractoren der Schnauze zweigen sich die Muskelbündel der Tentakel ab. Die Fühler sitzen seitlich am Kopf und sind in dorsiventraler Richtung schwach abgeplattet. Ihr Querschnitt erscheint daher schwach elliptisch. Das Tentakelepithel ist kubisch und besitzt gleich dem Kopfepithel keine Flimmern. Dagegen ist der Tentakel mit zerstreut stehenden Fühlborsten besetzt, die besonders zahlreich an seiner Spitze sind. Unter dem Tentakelepithel verläuft beiderseits ein Muskelstrang (Fig. B *M*) und einwärts davon zwei Nerven (*N*), die durch Teilung aus dem anfangs einheitlichen Tentakelnerven hervorgegangen sind. In der Tentakelmitte fällt auf Längsschnitten eine Reihe quergestellter schmaler Bindegewebszellen auf, deren Kerne zentral liegen und im Tentakel eine deutliche Mittellinie markieren. Diese Bindegewebszellen befestigen sich beiderseits in der Basalmembran des Tentakelepithels, nachdem sie vorher Ausläufer in die Muskelstränge abgegeben haben (Fig. B *Spz*). Dieser komplizierte Mechanismus findet zur Kontraktion der Tentakel Verwendung. Verkürzen sich nämlich die erwähnten Längsmuskeln, so werden dadurch auch die Spindelzellen angespannt und das Tentakelepithel in Falten gelegt. Hinter den Fühlern liegt bei männlichen Tieren in der Mitte des Nackens der Penis mit Drüsenrute (Fig. 3 *Pe*). Die Fußsohle ist vorn etwas verbreitert, verläuft dann bogenförmig nach hinten, um hier halbkreisförmig abzuschließen. Am vorderen Rand des Fußes zieht sich die auch beim lebenden Tier wahrnehmbare Flimmerrinne hin, in welche die einzelnen Gruppen der Randdrüse einmünden. In ihrer Mitte weist die Flimmerrinne eine grubenförmige Vertiefung auf, in die die mittleren Teile der Randdrüse einmünden (Fig. C *Rdr*). Im

Fundus der Grube liegen heller gefärbte Zellen, die sich deutlich von dem dunkler tingierten Nachbarepithel abheben (*Dr*). Die helleren Zellen des Grubengrundes sind Drüsenzellen, die ihr Secret entleert haben. Die abgeschiedenen Secretfäden ragen in das Lumen der Grube hinein und sind bei stärkerer Vergrößerung leicht von den benachbarten Flimmern der Rinne zu unterscheiden. Die Rand-

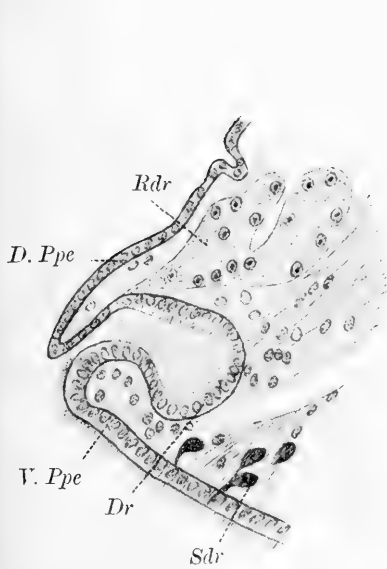


Fig. C.

Längsschnitt durch den mittleren Teil
der Flimmerrinne des Fußes.
260:1.

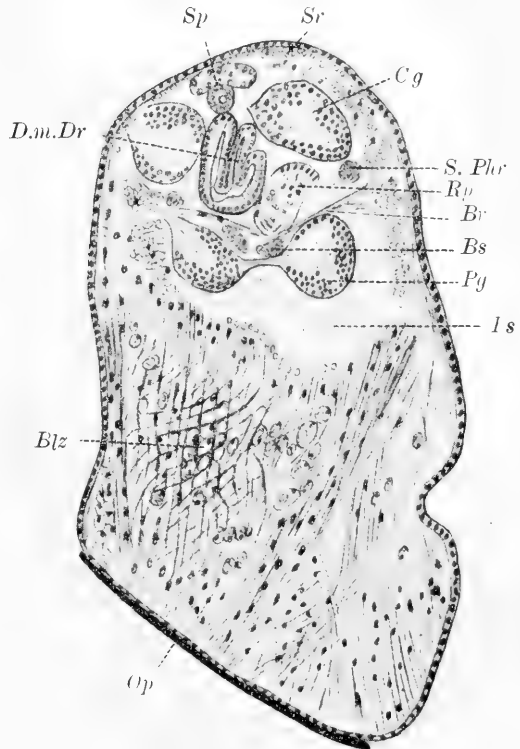


Fig. D. Querschnitt durch Kopf und Fuß. 70:1.

drüse besteht aus flaschenförmigen Drüsengruppen mit radiär gestellten Zellen, deren Kerne deutliche Nucleoli besitzen. Sie färbt sich mit Hämatoxylin und Eosin blauviolett. Die einzelnen Drüsengruppen sind von Bindegewebe und Muskelfasern umspinnen, zwischen die sich vereinzelt Pigmentzellen einschieben. Das Epithel der Fußsohle ist cylinderförmig. In der Mitte derselben ist es am höchsten und wird nach der Peripherie zu allmählich niedriger. Die Kerne des Fußepithels sind ellipsoidisch. Unter demselben liegen

die kolbenförmigen Zellen der diffusen Sohlendrüse, die mit ihrem schmalen Halsteil das Sohlenepithel durchsetzen. Diese Drüsenzellen (Fig. C *Sdr*) färben sich mit Hämatoxylin schwarzblau. Ihre Kerne haben einen Nucleolus. Das Epithel des Fußrückens ist niedriger als das der Fußsohle und nimmt unter dem Operculum noch weiter an Höhe ab. Flimmern fehlen ihm vollständig (Fig. C *D. Ppe*).

Der Spindelmuskel ist breit bandförmig und besteht aus langgestreckten Muskelzellen. Beim Eintritt in den Kopf gehen von ihm die unter dem Epithel verlaufenden dorsalen Retractoren der Schnauze ab (Fig. D *Sr*). Ferner zweigen vom Columellaris 4 Muskeln ab, die durch den Schlundring zum Pharynx ziehen. Zwei davon verlaufen seitlich vom Darm über der bindegewebigen Scheidewand, die sich zwischen Kopf und Blutsinus ausspannt, und inserieren sich seitlich oben am Pharynx (Fig. D *S. Phr* u. Fig. O). Die beiden anderen (Fig. D *Br* u. Fig. O) erstrecken sich unter der Bindegewebsmembran über der Pedalcommissur zum Zungenbulbus, auf dessen Unterseite sie sich befestigen (Fig. M *Br*). Vor den Pedalganglien zweigen von den beiden Bulbusretractoren 2 weitere Muskelbündel ab, die sich an der ventralen Wand der Schnauze inserieren. Die Hauptmasse des Spindelmuskels teilt sich in einen oberen und unteren Metapodialmuskel. Der obere verläuft unter dem Epithel des Fußrückens und befestigt sich ziemlich oben am Epithel des Operculums. Vom unteren Metapodialmuskel, der stärker ist als der obere, geht unter den Pedalganglien die Muskelmasse für das Propodium ab. Gegen den hinteren Teil des Operculums strahlt der untere Metapodialmuskel in einzelne Fasern aus. Die beiden Metapodialmuskeln sind durch ein von kreuz und quer verlaufenden Muskelfasern gebildetes Maschenwerk voneinander getrennt. In diesem liegen große blasige Zellen (Fig. D *Blz*), deren Kerne meist wandständig, vielfach aber auch im Zentrum der Zellen aufgehängt sind. In den Blaszellen beobachtet man kalkhaltige Konkretionen, die zum Teil bedeutend größer sind als die Zellkerne (Fig. E). Die Konkretionen zeigen konzentrische Streifung, was auf eine schichtenweise Abscheidung durch das Zellplasma hindeutet. In ihrer einfachsten Form sind sie kugelig, andere wieder sind ellipsoidisch oder nierenförmig. Legen sich zwei kleine Konkretionen aneinander und scheidet dann das Plasma neue gemeinsame Schichten um sie ab, so entstehen einfach zusammengesetzte Körner (*Ezk*). Die höckerigen Konkretionen (*H. K*) entstehen ganz entsprechend durch

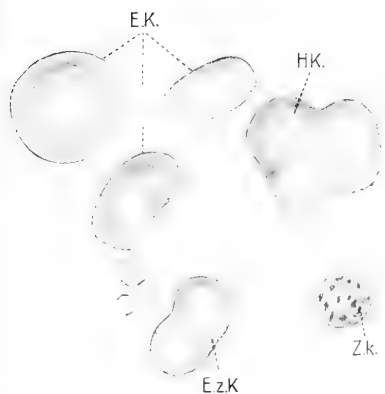


Fig. E. Konkretionen, zum Vergleich ein Zellkern daneben gezeichnet. 1000:1.

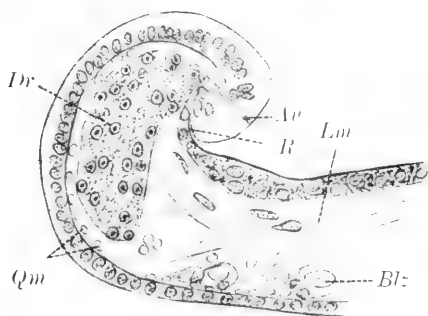


Fig. F. Querschnitt durch den Mantelrand. 270:1.

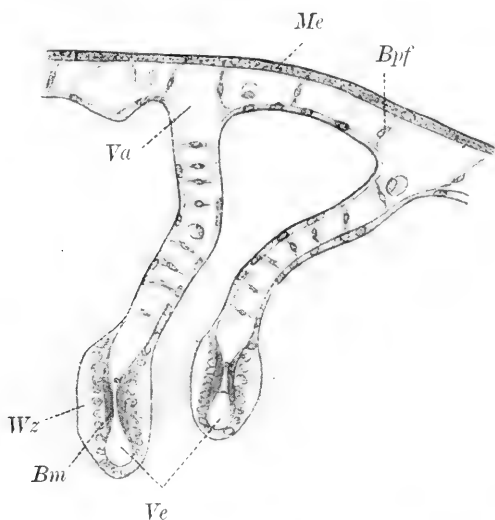


Fig. G. Querschnitt durch zwei Kiemenlamellen. 260:1.

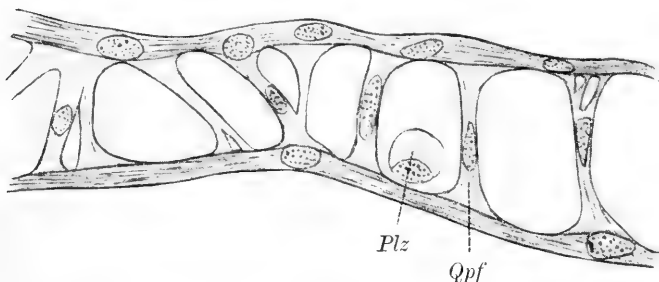


Fig. H. Querschnitt durch den basalen Teil einer Kiemenlamelle. 1000:1.

Aneinanderlagerung mehrerer kleiner Körner. In einer Blaszelle liegen entweder mehrere kleine Konkretionen oder nur wenige größere. Öffnet man unter dem Binokular das Metapodium einer lebenden Schnecke, so erblickt man die Konkretionen als helle stark lichtbrechende Körnchen. Setzt man unter dem Mikroskop verdünnte Salzsäure zu, so kann man die Auflösung derselben verfolgen. Außer den beschriebenen Konkretionen kommen in den Blaszellen noch fein verteilte Pigmentkörnchen vor, durch welche eine teilweise Pigmentierung des Metapodiums verursacht wird. Blaszellen mit Konkretionen bilden in größerer Zahl eine kurze Schicht über dem Vorderdarm hinter den Speicheldrüsen (Fig. P *Blz*). In geringerer Zahl kommen sie in der bindegewebigen Umhüllung des Krystallstielsackes, hinter den Augen und im Mantelrand vor (Fig. Q, R u. F).

Pallialorgane.

Der Mantelrand stellt eine wulstförmige Verdickung des Mantels dar. Sein Epithel ist pigmentfrei und höher als das des übrigen Mantels. Besonders hoch und schmal wird es auf der Oberseite des Randes, wo es eine Rinne begrenzt (Fig. F *R*). Zwischen den beiderseitigen Mantelepithelien liegen die Zellkörper paketweise angeordneter einzelliger Drüsen, die mit Bündeln dünner Hälse das hohe Cylinderepithel durchsetzen. Das jenseits der erwähnten Rinne (*R*) gelegene äußere Mantelepithel ist pigmenthaltig. Unter dem unteren Epithel des Mantelrandes verläuft eine dünne Quermuskelschicht (*Qm*), durch deren Kontraktion wohl ein Verschluß der Mantelhöhle bewirkt werden kann. Die Längsmuskeln (*Lm*), die sich an den Randepithelien befestigen, dienen zum Zurückziehen des Mantels in die Schale. Zwischen den Muskelfasern liegen vereinzelte Blaszellen (*Blz*) mit Konkretionen und körnigem Pigment.

Die Kieme ist eine einseitige Kammkieme. Sie befindet sich auf der linken Seite des Manteldaches und besteht aus 16—17 dreieckigen Lamellen, die in der Mitte am größten sind und sowohl nach dem Pericard als auch nach dem Mantelrand zu allmählich kleiner werden (Fig. 2 u. 3 *K*). Die Kiemenlamellen sind Ausstülpungen des inneren Mantelepithels. Ihr freier Rand ist wulstartig verdickt (Fig. G). Er unterscheidet sich auch in histologischer Hinsicht von den basalen Teilen der Lamelle. Während diese nämlich ein Plattenepithel besitzen, das keine Flimmern trägt, bestehen die seitlichen Ränder des Wulstes aus hohem Flimmerepithel, das

kontinuierlich in die wieder etwas niedriger werdenden Endzellen der Lamellenanschwellung übergeht (vgl. Fig. G). Die langen Wimpern des Wulstes sind bei lebenden Tieren stets in heftiger Bewegung, wodurch eine Erneuerung des Atemwassers bewirkt wird. Unterhalb des Epithels der Kiemenblättchen verläuft eine Basalmembran (*Bm*), die unter den Wimperzellen des Wulstes stark verdickt ist und hier das Vas efferens der Lamelle (*Ve*) umschließt. Das basal gelegene Vas afferens ist weniger scharf begrenzt und hebt sich meist nicht besonders von den benachbarten Bindegewebslücken ab. Die beiden Epithelien des basalen Teiles der Kiemenlamellen werden durch schmale Querpfeiler auseinander gehalten, deren verzweigte Enden beiderseits in der Basalmembran wurzeln. Diese Querpfeiler (Fig. H *Qpf*) erscheinen teils erschlafft, teils mehr oder weniger zusammengezogen, was auf ihren Aufbau aus kontraktile Substanzen schließen läßt. Durch ihre Kontraktionen wird wohl die Herztätigkeit unterstützt und das Blut aus dem basal gelegenen Vas afferens in das distale Vas efferens hineingetrieben. Zwischen den Querpfeilern findet man zuweilen große Plasmazellen. Das Epithel der Lamellenbasis geht kontinuierlich in das innere Mantelepithel über, das gleich dem äußeren flach ist, sich von diesem aber durch das Fehlen des Pigments unterscheidet. Die beiden Mantelepithelien werden durch Bindegewebspfeiler auseinander gehalten (Fig. G *Bpf*).

Die Hypobranchialdrüse (Fig. 2 u. 3 *Hy*) ist bei *Bythinella dunkeri* schwach entwickelt. Am stärksten ausgebildet ist sie zwischen Mantelrand und After. Rechts vom Enddarm zieht sie dann als schmales Band noch eine kurze Strecke weit aufwärts, bei weiblichen Tieren nur bis zur Mündung der Vagina. Links vom Enddarm liegt ein unregelmäßiger Streifen drüsigen Epithels, der sich bis zur Niere erstreckt und hier wieder etwas stärker entwickelt ist. Unter dem After vereinigt sich der links vom Darm gelegene Drüsenstreifen mit dem rechts gelegenen zu einem breiteren Drüsenband. Die Zellen der Hypobranchialdrüse besitzen eine durchschnittliche Höhe von 40 μ . Die Drüsenzellen sind hochcylindrisch und haben einen basal gelegenen Kern. Mit ihnen wechseln schmale Stützzellen ab, die an ihrem distalen Ende, wo der Kern liegt, trichterförmig erweitert sind. Das Secret der Drüsenzellen färbt sich mit Eosin rot.

Niere.

Die Niere ist ein sackförmiges Gebilde, das unter der ersten Biegung des Enddarmes liegt (Fig. 2 *N*). Nach Entfernung der Conchiolinschicht entkalkter Schnecken vermag man sie wegen ihrer helleren Farbe auf der linken Körperseite im Grund der Mantelhöhle wahrzunehmen. Bei weiblichen Tieren wird das Dach der Niere durch den Oviduct etwas eingebuchtet, so daß es auf Schnitten durch diese Gegend den Anschein erweckt, als ob der Oviduct durch die Niere gehe. Das Lumen der Niere ist weit. Sie mündet durch einen Schlitz im Dach der Mantelhöhle. Die Ränder des Schlitzes sind durch unter dem Epithel gelegene Muskelzellen zu einem Sphincter verdickt. Auswärts von diesem folgen strahlig verlaufende Muskelzellen, die als Dilatatoren wirken und durch ihre Kontraktion die Öffnung des Nierenporus hervorrufen. Zwischen dem Schalenepithel, der Urinkammer und der der Schale zugekehrten Seite des Pericards liegt ein von einem reich verästelten Lacunensystem durchzogenes bindegewebiges Stroma (Fig. 15 *Bst*). Das Grundgewebe desselben wird von kleinen sternförmigen Zellen gebildet, die fast nur aus einem Kern und einigen Ausläufern bestehen. Diese verbinden sich zu einem Netzwerk, dessen Maschen teils leer, teils mit Blutflüssigkeit gefüllt sind, während andere wieder große LEYDIG'sche Plasmazellen enthalten (*Pl*). Eigenartig ist das Epithel, mit dem das bindegewebige Stroma an die Urinkammer angrenzt. Mit ihrem verbreiterten distalen Teil grenzen die Epithelzellen aneinander. Basalwärts verjüngen sie sich zu einem Stiel, der auf einer Art Basalmembran aufsitzt (vgl. Fig. 15). Vielleicht haben wir in diesem bindegewebigen Teil der Niere eine modifizierte Blutdrüse zu erblicken. Der übrige Teil der Urinkammer ist mit einer einfachen Lage blasiger Zellen, dem secretorischen Nierenepithel, ausgekleidet (Fig. 15 *S. Ne*). Die Nierenzellen haben eine große Vacuole und einen Kern mit deutlichem Nucleolus.

Organe des Blutkreislaufes.

Das Herz besteht aus einer Kammer und einer Vorkammer, die durch einen kurzen Stiel miteinander verbunden sind. Beide sind umschlossen vom Pericardium, das zwischen der Niere und dem unteren Ende des Krystallstielsackes liegt (Fig. 15 *Pk*). Dieses besteht aus einer Lage platter Epithelzellen. Eine Pericardialdrüse fehlt. Die Wand der Herzkammer besteht aus dünnen Endothel-

zellen. Auf diese folgen nach innen kreuz und quer verlaufende Muskelzellen, die durch kein weiteres Epithel gegen das Lumen der Kammer abgegrenzt sind. Die Vorkammer besitzt nur wenige Muskelzellen. Während das Epithel derselben im Zustand der Systole buckelförmig ist (vgl. Fig. 15), wird es in der Diastole infolge der bei der Füllung zustande kommenden Spannung abgeplattet. Das Plasma des Atriumepithels ist hyalin. Von der Herzkammer geht ein kurzer Truncus arteriosus aus, der sich in ein aufwärts und ein abwärts verlaufendes Gefäß gabelt. Da die Arterien nur kurz sind, verteilt sich das Blut gar bald in den Bindegewebslücken, wodurch ein reich verzweigtes Lacunensystem zustande kommt, das die einzelnen Organe umgibt. So ist der Enddarm durch Bindegewebsfasern in einer großen Blutlacune aufgehängt. Der Abdominalsinus umgibt die Geschlechtsdrüsen. Auch in Kopf und Fuß tritt ein Blutsinus auf. Die beiden zuletzt erwähnten großen Blutlacunen sind durch eine bindegewebige Scheidewand voneinander getrennt (Fig. D Bs und Fig. O Bs). Das in der Kieme arteriell gewordene Blut läuft durch die Kiemenvene zur Vorkammer zurück (Fig. 15 Kv). Die Niere empfängt ihr Blut aus dem vorderen Abdominalsinus. Die Blutflüssigkeit verteilt sich in dem reichgegliederten Lacunensystem des erwähnten bindegewebigen Stromas und sammelt sich dann in einem Gefäß, daß nach der Vereinigung mit einem von der entgegengesetzten Seite kommenden Gefäß in den Vorhof einmündet (Fig. 15). Außer der Kiemenvene mündet also ähnlich wie bei *Littorina* und *Cyclostoma* auch noch die Nierenvene (Nv) in die Vorkammer ein. Die Blutflüssigkeit färbt sich mit Eosin rosarot.

Nervensystem.

Das Nervensystem besteht aus getrennten Ganglien, die durch Commissuren und Connective in Verbindung stehen. Dorsal vom Schlund liegen die birnförmigen Cerebralganglien (Fig. J Cg), die durch eine dicke Commissur miteinander verbunden sind. Diese hat auf der dorsalen Seite einen einfachen Belag von Ganglienzellen und ist nicht scharf gegen die Cerebralganglien abgesetzt. Letztere bilden jederseits einen Labialvorsprung, von dem 3 Nerven für die Schnauze ausgehen, davon 2 mit gemeinsamem Ursprung. Neben diesen entspringt das Cerebrobuccal-Connectiv. Auf der Rückenseite jedes Cerebralganglions geht ein dicker Tentakelnerv ab, der gleich hinter seiner Ursprungsstelle ein kleines Tentakelganglion (Tg) bildet. Dem Auge gegenüber gabelt sich der Tentakelnerv. Neben

ihm nimmt der Opticus (*Op*) seinen Ausgang. An der Seite der Cerebralganglien tritt ein Nerv aus, der die Seiten des Kopfes innerviert. Mit den Pedalganglien stehen die Cerebralganglien durch kurze Connective in Verbindung. Parallel mit dem Cerebropedal-Connectiv verläuft jederseits ein dünner Nerv zur Statocyste (*St*),

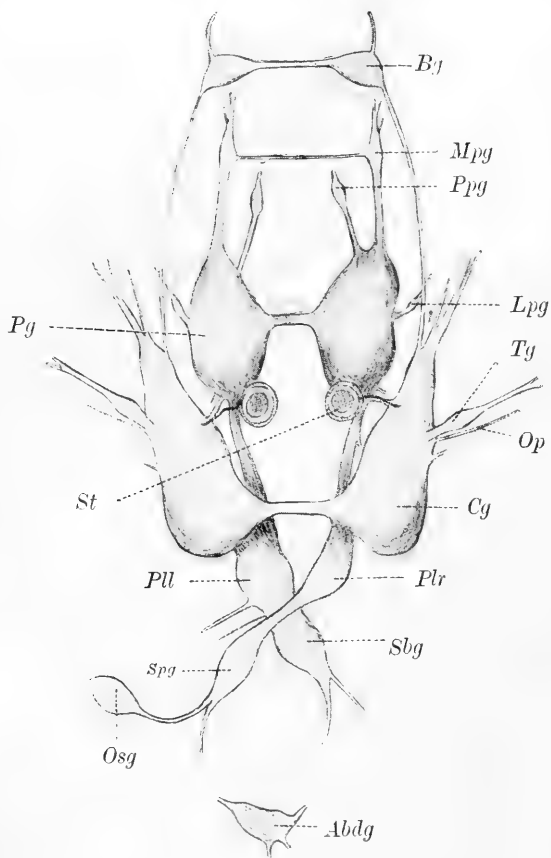


Fig. J. Nervensystem. ca. 100:1.

die dem Pedalganglion (*Pg*) aufliegt. Die Pedalganglien sind ellipsoidisch und neben den Cerebralganglien die größten Ganglien der Schnecke. Sie stehen durch eine kurze zellenfreie Commissur miteinander in Verbindung. Gegenüber der Austrittsstelle derselben geht von den Fußganglien ein Nerv ab, der in einiger Entfernung von seiner Ursprungsstelle eine winzige gangliöse Anschwellung aufweist (*Lpg*). An der Wurzel des Cerebropedal-Connectivs entspringt jederseits ein Nerv, der die obere Seitenpartie des Hinterfußes versorgt. Diesen Nerven habe ich in meiner vorläufigen Mitteilung

noch nicht erwähnt, da ich ihn erst später bei einer genaueren Durchsicht meiner Schnittserien feststellte. In das Propodium entsendet jedes Pedalganglion einen Nerven, der ein Propodialganglion (*Ppg*) bildet und sich dann teilt. Er innerviert die Muskelmasse des Propodiums und die Randdrüse. Neben ihm entspringt ein stärkerer Nerv, der sich nach hinten wendet. Dieser Nervenstrang besitzt

einen einfachen Belag von Ganglienzellen, der in einiger Entfernung von der Ursprungsstelle mehrschichtig wird und ein Metapodialganglion (*Mpg*) bildet, das mit dem der gegenüberliegenden Seite durch eine äußerst feine Commissur verbunden zu sein scheint. Distal von diesem Ganglion teilt sich der Metapodialstrang in einen kleineren und 2 größere Nerven, die nach dem Operculum ziehen. Die rundlichen Buccalganglien (*Bg*) liegen in dem Winkel, der von der Radulatasche und dem Ösophagus gebildet wird (vgl. auch Fig. O *Bg*). Sie sind nicht scharf gegen ihre Commissur abgesetzt, sondern gehen allmählich in diese über. Die Buccalganglien geben 2 Nerven ab, die bogenförmig den Ösophagus umgreifen (Fig. J u. O). An das rechte Cerebralganglion schließt sich ohne Connectiv das rechte Pleuralganglion an (Fig. J *Plr*), das mit dem Supraintestinalganglion durch ein kurzes Connectiv verbunden ist (s. auch Fig. P *Plr*). Vom Supraintestinalganglion (*Spg*) gehen 2 Nerven ab, von denen der linke zu dem im Mantel gelegenen Osphradialganglion (*Osg*) führt, während der rechte schwächere die Verbindung mit dem Abdominalganglion herstellt. Das linke Pleuralganglion (*Pll*) ist größer als das entsprechende Ganglion der rechten Seite. Es ist gegen das linke Cerebralganglion durch ein kurzes, dickes Connectiv abgesetzt. Vom linken Pleuralganglion entspringen 2 Nerven, ein stärkerer für die linke Mantelhälfte und ein schwächerer Parietalnerv. Mit den Pedalganglien stehen die Pleuralganglien durch Connective in Verbindung, die dicker sind als die Cerebropedal-Connective und neben diesen in die Pedalganglien einmünden. Vom rechten Pleuropedal-Connectiv nimmt ein Nerv seinen Ursprung, dessen Verlauf jedoch nicht weiter verfolgt werden konnte. Ich habe diesen systematisch wichtigen Nerven auf Grund von Beobachtungen an Totalpräparaten in meiner vorläufigen Mitteilung als wahrscheinlich vorhanden angegeben, ihn aber nachträglich auch auf Schnitten einwandfrei nachweisen können. Nur eine schwache Einschnürung markiert die Grenze zwischen linkem Pleuralganglion und Subintestinalganglion (*Sbg*). Von letzterem geht ein Nerv zum Abdominalganglion ab, ein zweiter innerviert die rechte Mantelhälfte. Ob dieser Nerv mit dem vom rechten Pleuropedal-Connectiv entspringenden, wie bei *Bythinia*, eine Zygose bildet, konnte nicht festgestellt werden. Auf der linken Seite konnte ich keine Zygose beobachten. Das Abdominalganglion (Fig. J *Abdg*) liegt in der Nähe der Niere zwischen dem Körperepithel und dem Columellarmuskel. 2 Nerven gehen von ihm aus, von denen der eine zur Niere, der

andere am Magen entlang verläuft. Alle Ganglien besitzen eine periphere Schicht von Ganglienzellen mit großen Kernen. Die Cerebralganglien haben sehr kleine Ganglienzellen, größere finden sich in den Pedalganglien. Das Zentrum der Ganglien wird vom Nervenfilz eingenommen, in dem jedoch vereinzelte oder zu mehreren zusammenliegende Zentralzellen vorkommen. Außen sind die Ganglien von Bindegewebe umhüllt.

Sinnesorgane.

Die Augen (Fig. 2, *Au*) liegen an der hinteren Basis der Tentakel. Sie stellen einen geschlossenen Bulbus dar, der einen durchschnittlichen Durchmesser von 0,075 mm hat. Das äußere Corneaepithel (Fig. 4 *Ca*) geht kontinuierlich in das umgebende Körperepithel über, ohne sich von diesem durch seine Größe merklich zu unterscheiden. Die Wand des Augenbulbus wird von einer einschichtigen Zellenlage gebildet, deren hinterer Teil als Retina ausgebildet ist (*R*), während sich der vordere zu einem inneren durchsichtigen Corneaepithel herausdifferenziert hat (*Ci*). Dieses ist scharf gegen die Retina abgesetzt. Das innere Corneaepithel ist von den äußeren durch eine Schicht Bindegewebe getrennt. Im Fundus des Auges sind die Retinazellen am größten, um nach vorn kontinuierlich an Dicke abzunehmen. Ihren distal verbreiterten und stark pigmentierten Teil kehren sie dem Augeninnern zu. In den Lücken zwischen ihren verjüngten Basalteilen findet man vereinzelte Kerne, die wohl Secretzellen angehören. Die von BERNARD für *Valvata* angegebenen pigmentlosen Retinophoren konnte ich bei *Bythinella* nicht feststellen. Auf die Pigmentschicht folgt nach innen die Stäbchenschicht (*St*). Einwärts von dieser liegt der Glaskörper, der sich meist nur schwach färbt (*Gl*). Die Linse (*L*) ist groß und kugelförmig. Sie haftet mit ihrer Vorderseite dem inneren Corneaepithel dicht an. Auf Schnitten zeigt sie konzentrische Schichtung. Außen wird der Augenbulbus von Bindegewebe umhüllt. Den beim lebenden Tier hinter dem Auge wahrnehmbaren helleren Fleck erzeugt eine Lage jener charakteristischer Konkretionen, die wir bereits bei der Betrachtung des Fußes näher besprochen haben.

Die Statocysten liegen über den Pedalganglien neben den Cerebropedal-Connectiven (Fig. J *St*). Sie sind kugelförmig und haben einen Durchmesser von 0,08 mm. Ihre Wandung wird von einem niederen Epithel gebildet. Eine besondere Macula statica ist nicht vorhanden. Im Innern liegt ein großer kugelförmiger

Statolith aus kohlensaurem Kalk. Nach der Behandlung mit Salzsäure bleibt von demselben nur noch die stark zusammenschrumpfende organische Grundsubstanz zurück, die sich mit Hämatoxylin intensiv blau färbt. Außen werden die Statocysten von Bindegewebe umhüllt. Obwohl sie in unmittelbarer Nähe der Pedalganglien liegen, werden sie doch durch einen feinen Nerven vom Cerebralganglion innerviert.

In der linken von Kieme und Mantelrand gebildeten Ecke liegt auf der Höhe der 6. bis 11. Kiemenlamelle vom Mantelrand gerechnet das Osphradium mit zugehörigem Ganglion (Fig. 2 *Os*). Es bildet eine wulstförmige Erhebung von elliptischem Umrisse. Die Zellen des Osphradiums stehen so dicht, daß es auf Schnitten von $10\ \mu$ Dicke als eine bloße Anhäufung von Zellkernen erscheint. Dünnere Schnitte lassen aber eine deutliche Scheidung der gangliösen Elemente des Ganglions von dem eigentlichen Sinnesepithel erkennen. Der Rand des Osphradiums wird von hohen Wimperzellen mit zentralem Kern gebildet (Fig. 16 *Flz*). Ihr distales Ende trägt einen Flimmersaum, der beim lebenden Tier stets in heftiger Bewegung ist. Zwischen den Flimmerzellen liegen vereinzelt Pigmentzellen (*Pi*) mit wandständigem Kern. Die von den Pigmentzellen abgeschiedenen Körner verschmelzen zu größeren bräunlichen Klumpen, die mehr als doppelt so groß wie die umliegenden Kerne sind. Einwärts von den Flimmerzellen folgen die Sinneszellen (*Sz*). Diese sind spindelförmig und dort, wo der Kern liegt, kolbenartig verdickt. Ihr distales Ende ragt mit einem kleinen Zapfen über das Niveau des Wulstes frei in die Mantelhöhle hinein. Von den Ganglienzellen des Osphradialganglions ist das Sinnesepithel durch eine feine Basalmembran getrennt. Vom proximalen Ende jeder Sinneszelle geht eine Nervenfasern ab, die senkrecht zur Basalmembran verläuft, dieselbe durchsetzt und dann in das Osphradialganglion eintritt. Die in der Nähe der Basalmembran liegenden Kerne gehören wahrscheinlich Ganglienzellen an, die in das Epithel verlagert sind. Eine ähnliche Angabe macht SEIBOLD für *Vitrella*, und BERNARD hat die fragliche Verlagerung von Ganglienzellen zwischen das percipierende Sinnesepithel mit besonderen Konservierungsmitteln bei *Cassidaria* nachgewiesen. Über der Mitte des Osphradialganglions ist das Epithel flach (Fig. 16). Schleimzellen, die bei anderen Prosobranchiern zwischen dem Osphradialepithel vorkommen, fehlen bei *Bythinella* vollständig. Das Osphradialganglion hat einen peripheren Belag von Ganglienzellen, der namentlich nach den Seiten

zu dicht wird (Fig. 16). Die Mitte des Ganglions wird vom Nervenfilz gebildet, in dem jedoch vereinzelte Zentralzellen (*Zz*) vorkommen. Durch einen Nerven steht das Osphradialganglion mit dem Supra-intestinalganglion in Verbindung.

Als Organe des Tastsinnes dienen steife Borsten, die zu Epithelzellen gehören. Vereinzelt finden sie sich auf der dorsalen Seite der Schnauze; in größerer Zahl sitzen sie an den Tentakeln, an deren Spitze sie besonders häufig sind und auch eine größere Länge erreichen als an der Tentakelbasis.

Verdauungswerkzeuge.

Auf die Mundöffnung folgt die Mundhöhle, die von Cylinder-epithel ausgekleidet ist. Dieses bildet eine mediane und 2 seitliche Längsfalten. Die mediane Falte ist von einer dünnen Cuticula überzogen, an die sich in einiger Entfernung von der Mundöffnung die Kiefer anschließen. Die Behauptung MOQUIN-TANDON's, die *Bythinien*, zu denen er außer der eigentlichen Gattung *Bythinia* auch *Bythinella* rechnet, besäßen keine Kiefer, ist für *Bythinia* bereits von TROSCHEL widerlegt worden (cf. Das Gebiß der Schnecken, p. 102). Ebenso wenig trifft sie auch für *Bythinella* zu. Die Kiefer werden von den darunter liegenden Zellen gebildet und stellen eine Ver-

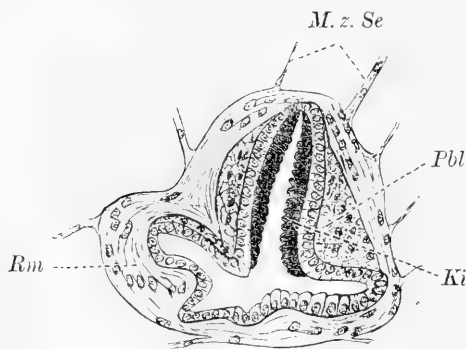


Fig. K. Querschnitt durch die vordere Mundhöhle. 240:1.

dicke der erwähnten Cuticularleiste dar, von der sie sich durch ihre stärkere Färbbarkeit mit Eosin unterscheiden. Auf Flächenschnitten erscheinen sie als zierliches Mosaik. Querschnitte lassen dasselbe als aus einzelnen Säulchen bestehend erkennen (Fig. K *Ki*). Die Kiefer stoßen in der Mittellinie nicht zusammen. Unter ihrem

Epithel liegt eine Schicht polygonaler Bindegewebszellen (Fig. K *Pbl*), die schwarzbraunes Pigment enthalten (siehe ferner Fig. M *Pbl*). Diese beiderseitigen Bindegewebsgruppen ähneln in histologischer Hinsicht sehr dem Zungenknorpel. Man könnte sie daher mit gutem Recht als Labialknorpel bezeichnen, zumal da sie einer stark ent-

wickelten Ringmuskelschicht (Fig. K *Rm*) zur Stütze dienen. Durch die Kontraktion der erwähnten Muskelschicht werden die beiden Kiefer gegeneinander gepreßt und ein etwa zwischen ihnen befindliches Nahrungsteilchen von seiner Unterlage abgeschnitten. Von der Ringmuskelschicht verlaufen einzelne Muskelzellen zu den Seitenwänden der Schnauze (Fig. K u. M *M.z.Se*). Diese Fasern wirken als Dilatatoren, indem sie durch ihre Kontraktion wieder eine Erweiterung der verengten Mundhöhle verursachen.

Auf die Mundhöhle folgt die Pharyngealhöhle. Ihre dorsale Wand ist in eine mediane und zwei seitliche Längsfalten gelegt, deren Epithel Flimmern trägt (Fig. N *M.Fl* u. *S.Fl*). Der Boden der Schlundhöhle ist flach und von einer kräftigen Cuticula überzogen, die der Radula als Basalmembran dient (Fig. N u. M *Bm*). In der ventralen Mittellinie geht das Pharyngealepithel kontinuierlich in das der Radulatasche über. Diese ist schwach gebogen und endet mit einer kleinen Anschwellung. Aus ihrer ursprünglichen Lage unter dem Vorderdarm ist sie infolge der Torsion etwas nach rechts von demselben verschoben (Fig. 2 *Rp*). In dem von ihr gebildeten Bogen liegt pigmentführendes Bindegewebe (Fig. O *Pb*). Das Epithel des vorderen Abschnitts der Radulapapille ist flach. Am blinden Ende derselben tritt jedoch eine Differenzierung in ein oberes hohes

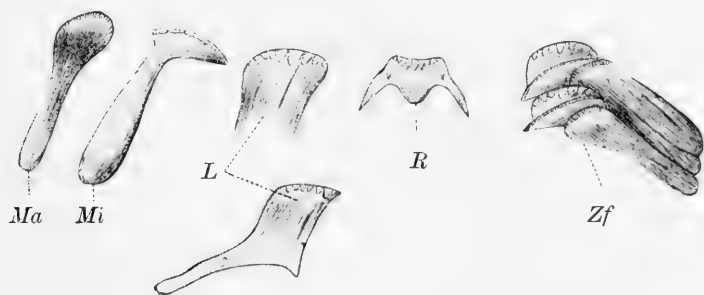


Fig. L. Radula. 400:1.

Cylinder- und ein unteres kubisches Epithel ein (Fig. 18 *U.Ke*). Dort wo im Längsschnitt die beiden Zellformen aneinander grenzen, liegt eine Gruppe von helleren Cylinderzellen, in denen wir die Odontoblasten zu erblicken haben (Fig. 18 *Od*). Auf ihnen werden Basalmembran und Zähne gebildet. Die Zellen des dorsalen hohen Cylinder-epithels scheinen sich zwischen die von den Odontoblasten erzeugten jungen Zähne einzuschieben und sie mit einer Lage einer resisten-

teren Substanz zu überziehen. Die Radula besitzt eine Breite von 0,0872 mm und eine Länge von 0,79 mm. Ihre Breite verhält sich also zu ihrer Länge wie 1:9. Sie besteht wie bei allen Tănio-glossen aus 7 Zahnreihen, einem Rhachiszahn, jederseits einem Lateralzahn und 2 Marginalzähnen. Ihre Formel ist also 2 1 R 1 2 (Fig. L). Der Rhachiszahn sitzt mit einer Verbreiterung der Basalmembran auf. An jeder Seite hat er einen spitzen, schwach gekrümmten Fortsatz, über dessen Basis sich ein kleines Zähnchen befindet. Die der Pharyngealhöhle zugekehrte Kante des Zahnes ist schwach gebogen und mit mittellangen Dentikeln besetzt, von denen der mittlere durch seine Größe auffällt. Jederseits von ihm sitzen 4 Dentikel, die nach dem Rande zu allmählich kleiner werden. Die Zähnchen des Rhachiszahnes stehen dicht nebeneinander. Sein Dentikelbesatz kann durch folgende Formel ausgedrückt werden:

$\frac{4+1+4}{1+1}$. Neben dem Rhachiszahn liegt jederseits ein Lateral-

zahn, der in der Mitte eine Furche aufweist. Der Lateralzahn (Fig. 3 L) verschmälert sich nach unten und läuft in einen langen Fortsatz aus. Seine Dentikel sind breiter und stumpfer als die des Rhachiszahnes. Zwischen je zwei aufeinander folgenden ist eine kleine Lücke vorhanden. Wie beim Rhachiszahn fällt auch beim Lateralzahn in der Mitte ein Dentikel durch seine besondere Größe auf. Einwärts von diesem liegen 3, auswärts 5 an Größe abnehmende Zähnchen. Die Zahl und die Stellung der Dentikel der Lateralzähne läßt sich in folgende Formel fassen: L(5+1+3) R L(3+1+5). Während Rhachis- und Lateralzahn von *Bythinella dunkeri* in ihrer Form den entsprechenden Zähnen von *Vitrella* QUENST. ähneln, gleicht der innere Marginalzahn mehr dem homologen Zahn von *Bythinia*. Die Form des äußeren Marginalzahnes ist bei den genannten 3 Gattungen ziemlich die gleiche. Der obere Teil des inneren Marginalzahnes von *Bythinella* besitzt die Gestalt einer schwach gekrümmten Sichel (Fig. L Mi) und trägt auf seiner äußeren Kante 20 dicht stehende kurze Dentikel. Der hintere Teil des inneren Marginalzahnes behält bis zu seiner Basis die gleiche Breite bei. Der äußere Marginalzahn ist an seiner Spitze kochlöffelartig verbreitert und hat an seinem Rande einen Besatz von mehr als 20 Dentikeln, die man jedoch wegen ihrer außerordentlichen Kleinheit nur mit starken Vergrößerungen noch eben wahrnehmen kann. Gewöhnlich erscheinen die Marginalzähne in seitlicher Ansicht und sind dann sehr schmal. Lateral- und Marginalzähne sind ineinander

verschoben (Fig. L *Zf*), so daß man an einer total herauspräparierten Radula 3 Zahnreihen wahrnimmt, eine mittlere aus den Rhachiszähnen gebildete und je eine linke und rechte, die von den hintereinander liegenden Lateral-, inneren und äußeren Marginalzähnen gebildet werden. Durch das Auseinanderweichen der Zungenknorpel kommen die einzelnen Zähne nebeneinander zu liegen und können sich aktiv an der Nahrungsaufnahme beteiligen.

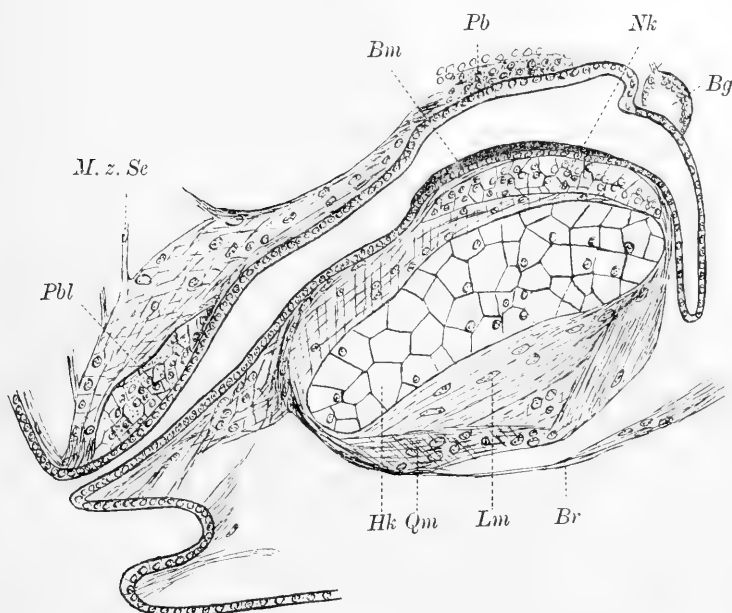


Fig. M. Längsschnitt durch den Zungenbulbus. 240:1.

Unter dem ventralen Pharyngealepithel liegt der Zungenbulbus. Die Zunge ist bei *Bythinella* gut entwickelt. Sie besteht aus einer inneren Längs- und einer äußeren Quermuskelschicht (Fig. M u. N *Lm* u. *Qm*). Im Gegensatz zu den glatten Muskelzellen sämtlicher übrigen Organe ist die Muskulatur des Zungenbulbus deutlich quergestreift. Der Querstreifung der Zungenmuskeln entspricht ihre erhöhte Inanspruchnahme. Die energetisch minderwertige aus Mulm bestehende Nahrung bedingt ein erhöhtes Nahrungsbedürfnis der Schnecke, um die geringe Qualität der aufgenommenen Nahrung durch eine entsprechende Quantität zu kompensieren. Diesen Forderungen entsprechend sind die Bewegungen des Zungenbulbus im Gegensatz

zu den übrigen Bewegungen des Tieres außerordentlich lebhaft, so daß man die einzelnen Phasen derselben meist nicht genau voneinander zu trennen vermag. Das Gerüst des Zungenbulbus wird von Zungenknorpeln gebildet, die jederseits aus einem Hauptknorpel und einer darüber gelagerten reduzierten Knorpelspange bestehen (Fig. M u. N *Hk* u. *Nk*). Jeder der beiden Hauptknorpel hat einen kurzen seitlichen Flügel (Fig. N), der wohl wie bei *Ampullaria*, bei

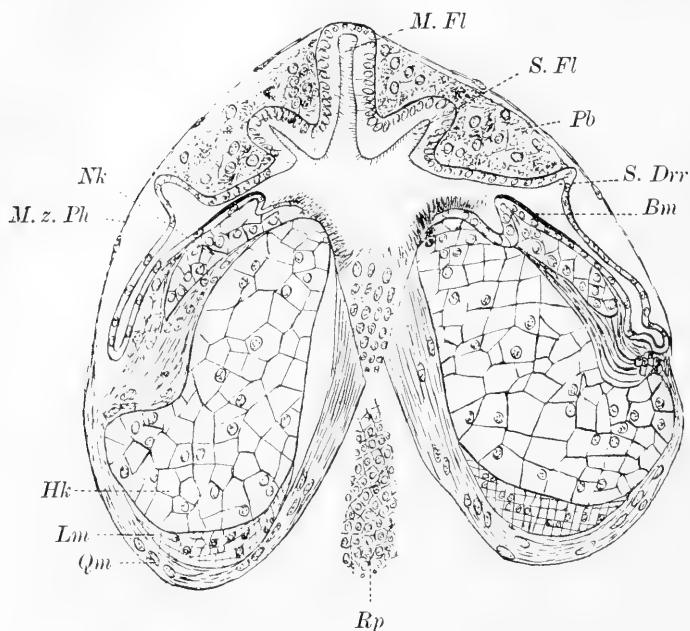


Fig. N. Querschnitt durch den Zungenbulbus. 240:1.

der er allerdings viel stärker entwickelt ist, durch Verwachsung der Cartilago lateralis inferior mit der Cartilago anterior jener bei *Patella* noch in 6-Zahl vorhandenen Knorpel zustande gekommen ist. Die jederseits über dem Hauptknorpel gelegene reduzierte Knorpelspange ist als die nach oben verschobene Cartilago lateralis superior aufzufassen. Der Hauptknorpel ist von dem reduzierten Knorpel durch einen nach innen an Dicke abnehmenden Muskel getrennt. Das Gewebe der Zungenknorpel besteht aus polygonalen Zellen mit meist wandständigem Kern. Die Zellen der reduzierten Knorpelspangen sind kleiner als die der Hauptknorpel. Beide enthalten schwarzbraunes Pigment, das wie auch alles übrige Pigment

der Schnecke durch Säuren allmählich zerstört wird. Es bleiben dann nur noch die Farbstoffträger als kleine Körnchen in den Zellen zurück. Von den seitlichen Wänden des Zungenbulbus verlaufen feine Muskelzellen zur Decke des Pharynx (Fig. N *M. z. Ph*).

Die Nischen zwischen den seitlichen Flimmerrinnen des Pharynx und der mittleren Leitrinne desselben werden von polygonalen pigmentführenden Bindegewebszellen ausgefüllt (Fig. N *Pb*). Die ventrale Pharyngealwand umgreift den Zungenbulbus nach beiden

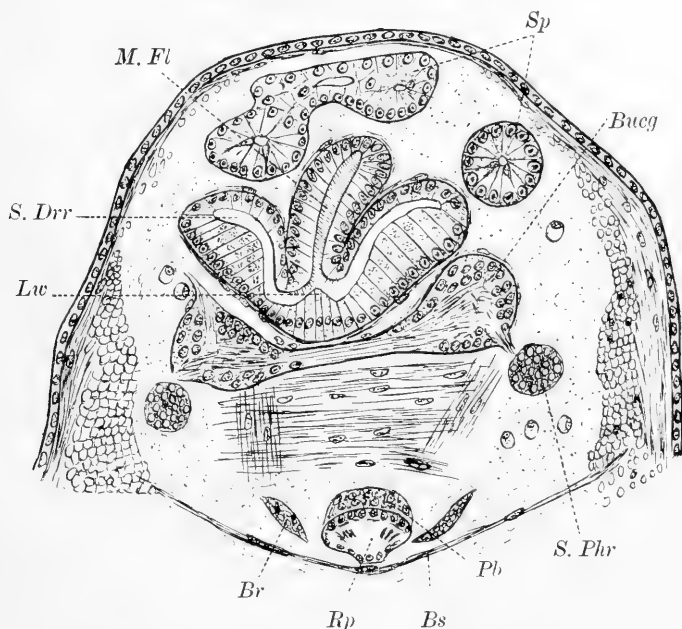


Fig. O. Querschnitt durch den Kopf mit Ösophagus. 140:1.

Seiten. Ungefähr über der Mitte dieses letzteren beginnen sich unter den seitlichen Wimperrinnen zwei weitere Falten anzulegen, in deren vorderen Teil die nur in Zweizahl vorhandenen Speicheldrüsen einmünden. Diese liegen über dem Schlundring und verlaufen anfangs parallel nebeneinander (Fig. 2 *Sp*). An ihrem hinteren Ende jedoch ist die linke Speicheldrüse etwas über die rechte verschoben. Das Lumen der Speicheldrüsen ist eng. Ihre Zellen stehen radiär und färben sich samt ihrem Secret mit Hämatoxylin blau. Von einiger Wichtigkeit ist der Nachweis des Aufbaues der Speicheldrüsen aus Drüsenzellen und Stützzellen. Die Drüsenzellen sind

cylindrisch und haben einen basal gelegenen kugligen Kern, der sich stark färbt und einen Nucleolus besitzt. Die Stützzellen sind keilförmig. Ihre Breitseite ist dem Lumen der Drüse zugekehrt (Fig. O *Sp*). Entsprechend dem Bau der Stützzellen ist ihr Kern eiförmig und mit seiner stumpfen Seite nach innen gerichtet. Nach vorn geht das Drüsenepithel allmählich in das niedrigere Epithel des Ausführungsganges über. Wimpern oder Flimmern wurden in den Speichelgängen nicht beobachtet.

Während sich die seitlichen Flimmerrinnen des Pharynx (Fig. N *S. Fl*) nach hinten zu allmählich verlieren und nur noch die mittlere Flimmerrinne als obere Leitrinne erhalten bleibt (Fig. O *M. Fl*), kommen im Ösophagus die bereits im Pharynx angelegten neuen seitlichen Falten (Fig. N *S. Drr*) als seitliche Drüsenrinnen (Fig. O *S. Drr*) zur Entwicklung. Diese bestehen aus hohem Drüsenepithel mit basal gelegenen Kern. Der oberen Leitrinne des Ösophagus gegenüber befindet sich auf der ventralen Seite ein gegen die seitlichen Drüsenrinnen abgesetzter unterer Leitwulst (Fig. O *Lw*), der von einer Gruppe von Flimmerzellen gebildet wird. Der Ösophagus repräsentiert nur einen kurzen Abschnitt des Vorderdarmes. In der Gegend des hinteren Speicheldrüsenendes geht er in den gewöhnlichen Vorderdarm über, der keine drüsigen Erweiterungen aufweist. Das Lumen dieses letzteren ist eng. Auf Querschnitten zeigt er Einbuchtungen, die Längsfalten entsprechen (Fig. P *D*). Sein Epithel trägt Wimpern. Sowohl der Ösophagus als auch der auf ihn folgende Darmabschnitt besitzt eine dünne bindegewebige Umhüllung. An der Spindelseite mündet der Vorderdarm in den hinteren Teil des Magens ein.

Der Magen stellt eine sackartige Erweiterung des Darmes dar. Neben der Austrittsstelle des Enddarmes besitzt er einen Blindsack, in dem ein Krystallstiel liegt (Fig. 2 *M u. Krst*). Das Magenepithel ist cylindrisch. Auf Längsschnitten erweist es sich von einer dünnen Cuticula überzogen, die vollständig homogen und farblos ist. Gegenüber der Einmündung des Krystallstielsackes in den Magen verdickt sich die Cuticularleiste zu einem Zahn, der samt dem darunter gelegenen Epithel eine Höhe von 130 μ besitzt (Fig. Q *Kz*). Der Eintrittsstelle des Vorderdarmes gegenüber bildet das Magenepithel 4 Querwülste, die gleichfalls von Cuticula überzogen sind. Nur ein kleiner Teil des Magenepithels trägt Flimmern. Der Magen hat mit dem Krystallstielsack zusammen eine Länge von 0,58 mm. Der Krystallstiel besitzt eine durchschnittliche Länge von 0,3 mm. Der

in das Magenlumen hineinragende Teil desselben gleicht mehr verdauter Nahrung. Weiter nach unten nimmt er an Gleichmaß und Transparenz zu. Auf einzelnen Schnittserien konnte ich jedoch eine konzentrische Streifung des Krystallstieles wahrnehmen. Mit Eosin färbt er sich nur schwach. Querschnitte durch den Krystallstielsack sind kreisrund mit einer Rinne an einer Seite (Fig. R). Das Epithel ist cylindrisch mit zentral gelegenen Kernen. Es trägt einen dichten Flimmerbesatz, der sich mit Eosin stark rötet. Auch

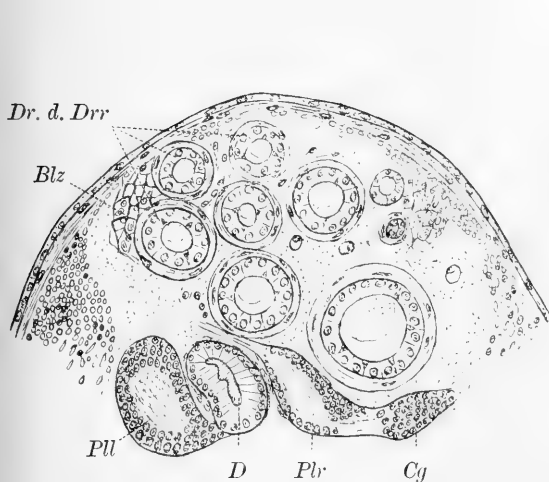


Fig. P.

Querschnitt durch den Kopf in der Gegend der Nervenkreuzung. 180:1.

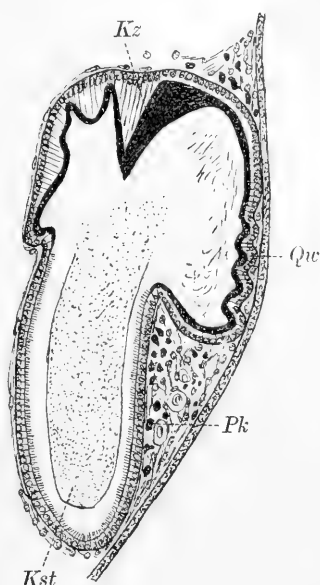


Fig. Q. Längsschnitt durch Magen und Krystallstielsack. 80:1.

das Plasma der Flimmerzellen färbt sich stark mit Eosin. Das Epithel der Rinne ist abweichend gebaut. Im Grunde derselben ist es glatt. Die linke Wand der Rinne besteht aus einem Epithel, dessen Zellen zwar etwas schmaler sind als die Flimmerzellen des Sackes, sich im übrigen aber nicht wesentlich von diesen unterscheiden. Die rechte Rinnenwand dagegen ist aus langen, schmalen Zellen mit basal gelegenen Kernen aufgebaut (s. Fig. R). Das Plasma dieser Zellen färbt sich in der Umgebung des Kernes rotviolett. Bei der Präparation läßt sich der Magen von den umgebenden Organen durch seine dunklere Färbung unterscheiden. Diese wird hervorgerufen durch eine Schicht pigmentführenden

Bindegewebes, die sich zwischen Magen und Körperepithel einschiebt und in der Umgebung des Krystallstielsackes am stärksten entwickelt ist (Fig. Q). Ihre Zellen sind sternförmig und verbinden sich mit ihren Ausläufern zu einem Netzwerk, in dessen Maschen vereinzelte Blasenzellen mit Konkretionen liegen (Fig. R *Kon*). Die Pigmentkörner der Magenumhüllung sind größer als Zellkerne und von höckeriger oder ellipsoidischer Gestalt. Ähnliche Pigmentkörner kommen auch in dem Bindegewebe zwischen den einzelnen Lappen der Mitteldarmdrüse vor.

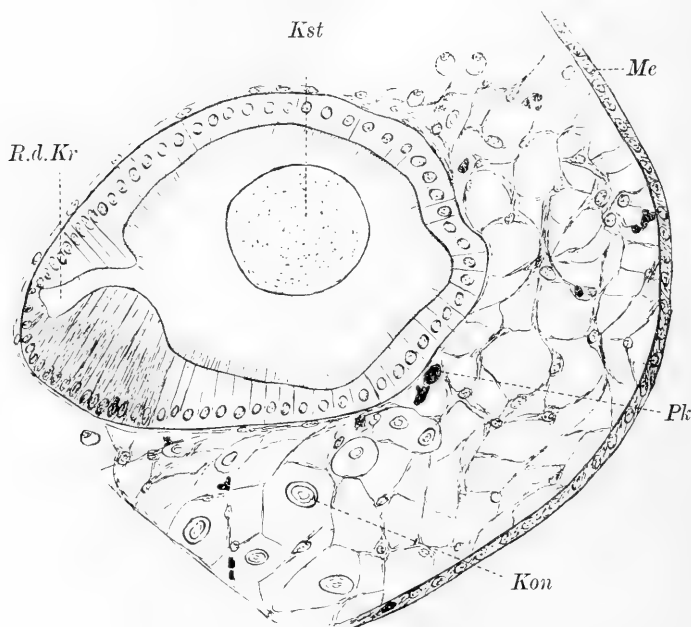


Fig. R. Querschnitt durch den Krystallstielsack. 270:1.

Etwas entfernt von der Einmündung des Vorderdarmes in den Magen liegt die Mündung der Mitteldarmdrüse (Leber) (Fig. 2 *L*). Der Lebergang ist weit und ohne Wimperzellen. Er unterscheidet sich in seiner Struktur nicht von der übrigen Leber. Diese besteht aus einzelnen Lappen mit weitem Lumen. Die „Leber“ ist aus zweierlei Elementen, aus Körnerzellen und Fermentzellen, aufgebaut, beide sind in ungefähr gleicher Zahl vorhanden (Fig. 17 *Kz* u. *Fz*). Die Körnerzellen sind cylindrisch. Ihr Kern liegt basal und färbt sich nur schwach, hat aber einen deutlichen Nucleolus.

Über dem Kern liegen die Sekretkörnchen in blasigen Hohlräumen des locker struierten Plasmas. Von den Körnerzellen lassen sich die Fermentzellen, abgesehen von ihrer keulenförmigen Gestalt schon leicht durch ihre stärkere Tinktionsfähigkeit unterscheiden. Nicht nur ihr Kern, sondern auch das denselben umgebende Plasma färbt sich nämlich mit Hämatoxylin intensiv blau. Die Fermentzellen finden sich meist in Gruppen zusammen. Ihr dem Leberlumen zugekehrter Teil färbt sich mit Hämatoxylin und Eosin meist rotviolett. Die Sekretklumpen der Fermentzellen sind von runder bis elliptischer Form und liegen meist einzeln, selten zu zweien in einer Vacuole (Fig. 17). Ihr größter Durchmesser schwankt zwischen 15 und 25 μ . Untersucht man sie in frischem Zustand, so heben sie sich von dem Lebergewebe durch ihre kakaobraune Färbung deutlich ab. Durch einen Druck auf das Deckglas bekommen die Fermentklumpen radial verlaufende Risse. Dieser Versuch beweist, daß sie von fester Konsistenz sind. Läßt man das Präparat längere Zeit in Chloroform stehen, so wird der Farbstoff der Secretballen allmählich extrahiert. Fügt man zu einem Präparat frischer Leber starke Salzsäure, so verschwindet die dunkelbraune Farbe binnen kurzer Zeit, und die Fermentballen werden schließlich ganz aufgelöst. Diese Feststellung liefert auch die Erklärung dafür, daß auf Schnittpräparaten, die von entkalkten Schnecken hergestellt wurden, vielfach leere Vacuolen zu erkennen sind. Nur wenn man die Entkalkung mit der größten Vorsicht ausführt, bleibt die Grundsubstanz der Secretballen zwar erhalten, ihre Farbe verschwindet aber fast immer und ist nur in seltenen Fällen in der graubraunen Tönung der Fermentklumpen des Schnittpräparates wiederzuerkennen. Kalkzellen scheinen in der Leber zu fehlen. Auf Schnitten findet man im Leberlumen vielfach Nahrungsbestandteile. Die einzelnen Leberlappen sind von Bindegewebe umgeben.

Der Enddarm (Fig. 2 *Ed*) ist gleichmäßig ausgebildet, ein besonders differenziertes Rectum ist nicht vorhanden. Er beginnt neben dem Krystallstielsack, verläuft dann bogenförmig um diesen nach rückwärts und wendet sich dann erst nach vorn (s. Fig. 2). Bei weiblichen Tieren verläuft er links von der Anfangsdrüse an der Decke der Mantelhöhle geradlinig nach vorn. Bei Männchen dagegen beschreibt er unter der Anfangsdrüse des Vas deferens noch eine weitere Schlinge, um dann rechts in einiger Entfernung vom Mantelrand zu münden (s. Fig. 3). Der Enddarm ist von einem Blutsinus umgeben, in dem er durch Bindegewebsfasern aufgehängt

ist. Auf Querschnitten zeigt er Falten, die jedoch da verschwinden, wo Kotballen in ihm liegen. Diese sind ellipsoidisch. Man findet sie oft haufenweise neben den Schnecken. Das Enddarmepithel ist cylinderförmig und trägt Flimmern. Zieht man eine lebende Schnecke aus ihrem Gehäuse und isoliert aus ihr den Enddarm, so kann man durch dessen Wandung die Flimmerbewegung sehr hübsch wahrnehmen. An den Stellen, wo Faeces im Enddarm liegen, sind die Zellen desselben infolge der Dehnung abgeplattet. Zwischen den Flimmerzellen liegen Drüsenzellen, die ein sich mit Eosin rötendes Secret abcheiden. Die Drüsenzellen sind im oberen Teil des Enddarms in größerer Zahl vorhanden als weiter nach der Mündung zu. Ihr Secret durchdringt die Kotballen und gibt ihnen ein festes Gerüst.

Geschlechtsorgane.

Bythinella dunkeri ist getrenntgeschlechtlich. Ihre Geschlechtsdrüsen liegen hinter dem Magen.

Der Hoden (Fig. 3 *H*) bildet eine zusammengesetzte tubulöse Drüse, in der die Spermatozoen zur Zeit der Geschlechtsreife in Bündeln zusammen liegen. *Bythinella dunkeri* besitzt nur eupyrene Spermien, an denen der sehr große Kopf und das Schwanzstück deutlich wahrzunehmen sind, während ich ein gesondertes Mittelstück nicht erkennen konnte (Fig. 14). Das Kopfstück ist zylindrisch und hat eine Länge von 0,0048 mm. Es ist vorn zugespitzt. Am längsten ist das fadenförmige Schwanzstück. Von den bisher bekannten Spermiosomen ähneln die von *Bythinella* am meisten denen von *Bythinia*. Der Hoden liegt in einem Blutsinus. In seiner Mitte entspringt der Spermatoduct, der sich zwischen den Leberlappen aufknäuelte und 6 bis 7 ganze Schlingen bildet. Dann verläuft er ziemlich gerade an der Spindel-seite des Magens herab und bildet in der Nierengegend eine Anhangsdrüse von elliptischem Umfang (Fig. 3 *Ad*). Die Wand der Anhangsdrüse ist mehrfach eingebuchtet, so daß man schon an Totalpräparaten ihre lappige Struktur erkennen kann. Durch Färbung mit Hämatoxylin und Eosin hebt sie sich auf Schnitten durch ihre violette Farbe von den umgebenden Geweben deutlich ab. Sie ist aus zweierlei Zellen aufgebaut, aus cylindrischen Drüsenzellen mit basalem Kern und dazwischenliegenden schmalen Stützzellen mit entsprechend schmalem und langgestrecktem Kern (Fig. 8). Der Kern der Drüsenzellen hat einen deutlichen Nucleolus. In seiner Umgebung ist das Proto-

plasma dicht und dementsprechend dunkler gefärbt als im distalen Teil der Zelle, wo es maschig struiert ist. Die Maschen werden von rötlich-violett gefärbten Excretkügelchen ausgefüllt, die in ihrer Gesamtheit die charakteristische Färbung der Anhangsdrüse bedingen. Die Drüsenzellen tragen einen spärlichen Flimmerbesatz. Außen wird die Drüse von Bindegewebsfasern umschieden. Vorn tritt das Vas deferens aus ihr heraus, um unter dem Epithel des Mantelbodens, anfangs noch ziemlich rechts, dann aber nach der Mitte des Nackens zu verlaufen. Hier tritt es in den Penis ein (Fig. 3 *Pe*). Dieser stellt einen vorn zugespitzten pfriemlichen Körper



Fig. S. Querschnitt durch einen Teil der Anhangsdrüse des Vas deferens. 200:1.

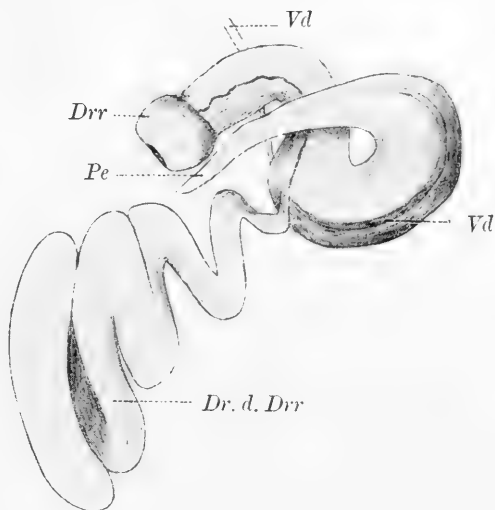


Fig. T.
Männliches Copulationsorgan. 70:1.

dar, unter dessen Epithel das exzentrisch gelegene Vas deferens verläuft. Während der über der Anhangsdrüse liegende Teil des Spermatoducts aus Plattenepithel besteht, ist das Epithel seiner distalen Partie cylindrisch und trägt einen dichten Besatz von nach vorn gerichteten Flimmern (Fig. 6 *Vd*). Das Epithel des Penis ist kubisch. Unter demselben liegt eine dicke Schicht von Längsmuskelfasern, die einen nahezu geschlossenen Ring bilden, der nur an der Stelle des exzentrisch gelegenen Vas deferens eine Lücke aufweist. Ringmuskulatur kommt nur an der Basis des zweiteiligen Copulationsorgans, wo die Scheidung in Penis und Drüsenrute noch nicht

eingetreten ist, zu stärkerer Ausbildung. Das Zentrum des Penis wird von parenchymatischem Bindegewebe ausgefüllt, das von kreuz und quer verlaufenden Muskelfasern durchsetzt ist. An der Basis geht der Penis kontinuierlich in eine rechts von ihm gelegene Drüsenrute über, die ein zylindrisches Gebilde von ziemlich konstanter Dicke darstellt. An ihrem Ende weist die Drüsenrute eine Anschwellung auf (Fig. T *Drr*). Sie steht mit einer tubulösen Drüse in Verbindung, die unter dem Epithel des Nackens 3 ganze Schlingen bildet (s. Fig. 3, T u. P *Dr. d. Drr*). Der Drüsenkomplex reicht nach vorn bis in die Gegend der Cerebralganglien. Die Drüse ist aus zweierlei Zellen aufgebaut (Fig. 5), aus mittelhohen zylindrischen Drüsenzellen mit basal gelegenen Kern (*Dz*) und dazwischensliegenden schmalen Stützzellen mit distalem Kern (*Stz*). Das Plasma der Drüsenzellen ist auf die Nachbarschaft des Kernes beschränkt und färbt sich violett. Über dem Kern liegen in etagenartiger Anordnung kleine durch feine Plasmastränge voneinander abgetrennte Vacuolen. In jeder derselben beobachtet man ein Secrettröpfchen, das sich mit Eosin rosa färbt. Die Stützzellen sind schmal und nur an ihrem distalen Ende, wo der Kern liegt, etwas verbreitert. Während der Kern der Drüsenzellen kuglig ist, hat der der Stützzellen mehr eiförmige Gestalt und ist mit seinem stumpfen Ende dem weiten Drüsenlumen zugekehrt. In diesem liegt das eosinophile Secret der Drüsenzellen. Der ganze Drüsen Schlauch wird von einer starken Ringmuskelschicht (Fig. 5 *Rm*) umhüllt. Die Drüse der Drüsenrute hat eine Gesamtlänge von 2,8 mm, während Penis und Drüsenrute zusammen nur 1,7 mm lang werden. Das Epithel der Drüsenrute ist wie das des Penis kubisch. Nach innen folgt eine mächtig entwickelte Längsmuskelschicht (Fig. 7 *Lm*). Im Zentrum verläuft als enger, mehrfach mäandrischer Kanal der Ausführgang der beschriebenen tubulösen Drüse. Das Epithel derselben ist außerordentlich niedrig (Fig. 7 *Afg*). Außen wird es von einer gut entwickelten Ringmuskelschicht umschieden, deren schmale und kompakte Kerne in scharfem Kontrast zu den großen, lockeren Kernen des angrenzenden Epithels stehen. Infolge der Windungen des Drüsenausführganges innerhalb der Drüsenrute wird derselbe auf Querschnitten durch letztere meist mehrmals getroffen (Fig. 7). Drüsenrute und Penis, die gewöhnlich in der Mantelhöhle nach hinten gewandt sind, werden beim Begattungsakt nach vorn gerichtet. Aus der Mündung der Drüsenrute sieht man bisweilen einen zylindrischen Pfropfen des Drüsensecrets hervorragen.

Das Ovar liegt in einem Blutsinus zwischen Leber und Columella. Es stellt eine gedrunken verästelte alveolo-tubulöse Drüse dar (Fig. 2 *Ov*). Außen ist es von einer dünnen Schicht faserigen Bindegewebes umhüllt, die in seinen mittleren Teilen stärker ausgebildet ist als an den Enden der einzelnen Schläuche. Das Keimepithel grenzt sich gegen die Bindegewebsschicht durch eine dünne Basalmembran ab. Je nach der Jahreszeit bietet es einen verschiedenen Anblick. Im Herbst und Winter, wenn Eier in großer Zahl in der Ovarialhöhle liegen, ist das Epithel flach, um kurz nach der Eiablage, welche im Februar stattfindet, wieder zu einem mittelhohen Cylinderepithel heranzuwachsen (Fig. U). Das Chromatin der

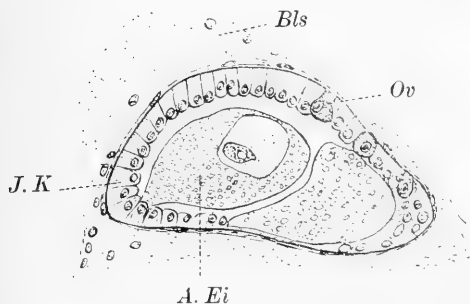


Fig. U.

Keimepithel mit Oocyten. 260:1.

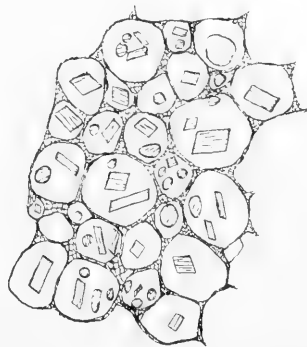


Fig. V. Protoplasmamaschen des Eies mit tafelförmigen Pseudokrystallen. 1000:1.

Keimzellen ist in feinen Bröckchen gleichmäßig über das Liniengerüst des Kernes verteilt. Aus dem Keimepithel differenzieren sich schon im März und April einzelne Ovocyten heraus, die anfangs mit breiter Basis der Basalmembran aufsitzen. Schon frühzeitig kommt es in den Kernen der Ovocyten zur Ausbildung eines kugligen Nucleolus. Durch diesen sowie auch durch die dunklere Färbung ihres protoplasmatischen Inhalts lassen sie sich leicht von dem umgebenden Keimepithel unterscheiden. So lange die Ovocyten noch jung sind, schmiegt sich das Nachbarepithel dicht an sie an (Fig. 8). Ob es jedoch zur Ausbildung eines Follikels oder bloßer Nährzellen kommt, konnte ich an meinen Serien nicht genau entscheiden. Auf einzelnen Schnitten fand ich zwischen jungen Eizellen Kerne, deren Chromatin in feine Körnchen zerteilt war. Offenbar handelt es sich hier um Zellen — mögen sie nun einem primitiven Follikel angehören oder bloße Nährzellen sein — die vom Ei resor-

biert werden, denn zwischen älteren Eiern konnte ich nie irgendwelche zelligen Elemente wahrnehmen. Im Laufe der Eireifung wird die Verbindung des Eies mit dem Keimlager aufgehoben, und das Ei liegt dann frei in der Ovarialhöhle. Reife Eier fand ich bereits im Juli im Ovarium. Doch trifft man andererseits auch noch im November jugendliche Stadien der Eibildung an. Ein reifes Ei, das ich im Dezember aus einem Ovarium herauspräparierte, hatte einen Durchmesser von 0,2 mm, das Keimbläschen einen solchen von 0,07 mm. Im Innern des letzteren lag ein großer Nucleolus, in dem sich einige stark lichtbrechende Gebilde deutlich abhoben. Das Protoplasma der reifen Eier weist weite Maschen auf, die einen Durchmesser von $10\ \mu$ besitzen (Fig. V). In diesen Maschen liegen Deutoplasmakrystalle, die sich mit Eosin stark röten und dadurch auf Schnitten deutlich hervortreten. Die Krystalle sind in ihrer typischen Ausprägung tafelförmig. In der Aufsicht zeigen sie breite rhombische Flächen (s. Fig. V). Von der Seite betrachtet, erscheinen sie lang stabförmig. Es handelt sich also allem Anscheine nach um rhombische Täfelchen. Nach meiner Beschreibung liegt daher die Annahme nahe, es möge sich um Krystalle des rhombischen Systems handeln. Um meine Vermutung zu prüfen, untersuchte ich die fraglichen Krystallgebilde im polarisierten Licht. Zu meinem Erstaunen mußte ich aber feststellen, daß bei gekreuzter Stellung der Nikols kein Aufleuchten der Dotterkrystalle eintrat, was man gemäß ihrer Zugehörigkeit zu einem irregulären Krystallsystem hätte erwarten müssen. Wir haben es hier also allem Anschein nach nicht mit echten Krystallen, sondern mit krystallomorphen Pseudokrystallen zu tun. Bei Prosobranchiern sind derartige Dottergebilde meines Wissens noch nicht beschrieben worden. Dagegen wird von Fischen und Amphibien Plättchen- und Täfelchenform des Deutoplasmas angegeben. In einer Protoplasma-masche liegen bei *Bythinella dunkeri* meist mehrere Eiweißkrystalle. In geringerer Zahl treten auch kuglige Deutoplasmakörner auf, wie sie nach POPOFF's Angaben bei *Paludina* zur Ausbildung kommen. Bei *Vitrella* wird der Dotter aus „glashell durchsichtigen, stark lichtbrechenden ellipsoidischen Körperchen gebildet“. Die Eier kommen eingeschlossen in eine Kapsel einzeln zur Ablage. Die Eikapsel besitzt einen Durchmesser von 1 mm. Sie hat die Form eines uhrglasartig gewölbten Schälchens. Die Kapselmembran ist am Rande etwas verdickt (Fig. 13). Diese leistenartige Verstärkung hebt sich als hellerer Ring deutlich von dem etwas dunkler erscheinenden Kapselinhalt ab. Im Zentrum

der Kapsel liegt als helleres Pünktchen die Eizelle und später der Embryo.

Vom Ovarium geht der Oviduct ab, der am Magen herabläuft und auf dieser Strecke noch ziemlich schmal ist. In der Nierengegend bildet er unter gleichzeitiger Verdickung eine Schlinge (Fig. 2). Dann zieht er rechts vom Enddarm im Dach der Mantelhöhle nach vorn, um in einiger Entfernung hinter dem After zu münden. Am distalen Teil des Oviducts fällt eine Anhangsdrüse desselben auf (Fig. 2 *A*), die infolge ihrer Größe auch durch die Conchiolinschicht entkalkter Schnecken wahrzunehmen ist und dadurch ein Mittel liefert, zum Zweck des Mikrotomierens Männchen und Weibchen voneinander zu trennen. Nach unten geht die Anhangsdrüse allmählich in die Vagina über. Bevor der Oviduct in sie eintritt, zweigt von ihm auf kurzem Stiel ein Receptaculum seminis ab (Fig. 2 *Rec*). Die Anhangsdrüse wird oben von einem drüsigen Blindsack umfaßt (Fig. 2 *Eiw*), dessen Mündung in den Oviduct unter der des Receptaculums liegt. Das Epithel des oberen Oviducts ist glatt, weiter abwärts wird es aber höher und trägt Flimmern. Die Anhangsdrüse färbt sich auf Schnitten blau. Sie besteht aus hohen Drüsen- und Stützzellen, erstere mit basalem, letztere mit zentralem Kern (Fig. 9). Flimmern kommen nur ganz vereinzelt vor. Die langen schmalen Drüsenzellen enthalten blau gefärbte Secrettröpfchen, die in ihrer Gesamtheit die charakteristische Farbe der Drüse hervorrufen. In der Anhangsdrüse des Oviducts haben wir das Homologon zur Anhangsdrüse des Vas deferens zu erblicken. Erstere liegt zwar etwas weiter abwärts im Mantel, stimmt aber mit letzterer in ihrer histologischen Struktur genau überein. Der über der Anhangsdrüse des Oviducts gelegene birnförmige Drüsenbeutel ist auf Schnitten durch eine rotviolette Farbe ausgezeichnet. In dieser Drüse fehlen die Stützzellen (Fig. 10). Im Sommer erscheinen die einzelnen Drüsenzellen cylindrisch. Ihre Zellwände treten in dieser Periode besonders deutlich hervor. Außen wird die Drüse von einer dünnen Muskelschicht umschieden. Der Kern der Drüsenzellen liegt basal. Er ist nur schwach gefärbt, hat aber einen deutlichen Nucleolus. Über den Kernen liegen die rotvioletten Secretklumpen (Fig. 10). Bereits im Januar platzen die mit Secret vollgepfropften Drüsenzellen und ergießen ihren Inhalt in das Lumen der Drüse. Eine genauere Unterscheidung der einzelnen Zellen ist dann nicht mehr möglich (Fig. 11). Die Kerne — wahrscheinlich nur noch von geringen Plasmaresten umgeben — bilden dann eine schmale Zone

längs der die einzelnen Trabekeln umhüllenden dünnen Muskelschicht. SEIBOLD beschreibt bei *Vitrella* eine ähnlich gebaute Drüse und ist geneigt, sie als Anhangsdrüse des Receptaculum seminis aufzufassen. Das Secret der Drüse soll nach seinen Angaben die Spermatozoen im Receptaculum ernähren. Eine derartige Deutung der Drüse scheint mir für *Vitrella* ziemlich gewagt, für *Bythinella* aber ganz ausgeschlossen zu sein, denn von einer etwaigen Anhangsdrüse des Receptaculum seminis müßte man entschieden erwarten, daß sie auch wirklich in das Receptaculum oder dessen Stiel einmünden. Dies ist aber bei *Bythinella* nicht der Fall und scheint nach der SEIBOLD'schen fig. 6 auch für *Vitrella* nicht zuzutreffen. Die fragliche Drüse mündet bei *Bythinella* weiter abwärts in den Oviduct ein als das Receptaculum seminis (Fig. 2). Sollte ihr Secret zur Ernährung der Spermien in diesem Verwendung finden, so müßte es also erst auf Umwegen dorthin transportiert werden. Auch ist die Drüse viel zu mächtig entwickelt, um bloß zur Ernährung einiger hundert Spermatozoen zu dienen. Übrigens widersprechen auch meine direkten Beobachtungen einer derartigen Auffassung, denn nie konnte ich im Receptaculum seminis das charakteristische Secret der birnförmigen Drüse feststellen. Zwar fand ich im Lumen der Drüse einmal zwei Spermatozoen. Doch kann es sich hier nur um eine gelegentliche Verirrung derselben handeln. Wir haben also aller Wahrscheinlichkeit nach in der fraglichen Drüse eine Eiweißdrüse zu erblicken. Eine Stütze für diese Annahme bildet auch die Tatsache, daß sich der Inhalt der Eikapsel bei Behandlung mit Hämatoxylin und Eosin rotviolett färbt, also die charakteristische Farbe der Eiweißdrüse annimmt.

Das Receptaculum seminis ist von einer gut entwickelten Muskelschicht umgeben (Fig. 12 *Rm*). Seine Zellen sind hoch und schmal mit basal gelegenen Kern. Der Inhalt der Zellen ist stark eosinophil. Diese Tatsache sowie die basale Lage des Kernes legt die Vermutung nahe, die Zellen des Receptaculum möchten auch secretorisch tätig sein. In der Tat erkennt man in ihnen bei stärkerer Vergrößerung kleine Secretkügelchen, die, wenn sie auch nicht ausgestoßen werden sollten, doch dadurch zur Ernährung der Spermien dienen können, daß diese sich mit ihrem zugespitzten Kopfstück in die Wandung der Zelle einbohren, ein Vermutung, die man auf Schnitten bestätigt findet.

Der Endabschnitt des Oviducts wird von der Vagina gebildet, deren Zellen Flimmern tragen und in Drüsen- und Stützzellen zer-

fallen, die jedoch weit niedriger sind als diejenigen der Anhangsdrüse. Im oberen Teil der Vagina liegt eine Zellengruppe, die sich bei sonst gleicher Struktur wie das Nachbarepithel durch ihre stärkere Färbbarkeit mit Eosin auszeichnet. Diese Zellengruppe stellt auch SEIBOLD für *Vitrella* fest. SIMROTH spricht in BRONN's „Tier-Reich“ die Vermutung aus, es möchte sich hier vielleicht um eine Schalendrüse handeln.

Systematische und vergleichend anatomische Betrachtungen.

Nach der eingehenden Erörterung der anatomischen und histologischen Verhältnisse von *Bythinella dunkeri* tritt nunmehr die Frage nach der Stellung der Schnecke in der Gruppe der Hydrobiiden an uns heran. Durch TROSCHEL wurde das Hauptaugenmerk bei systematischen Gruppierungen auf die Formverhältnisse der Radula gelenkt. Diese liefert zwar gute Unterscheidungsmerkmale, solange es sich um entferntstehende Gattungen handelt, läßt uns aber meist im Stich, sobald die zu vergleichenden Gattungen und Arten in näheren phylogenetischen Beziehungen zueinander stehen, da in diesem Falle die Differenzen in der Form der einzelnen Zähne zu geringfügig sind, um mit Erfolg systematische Trennungen vornehmen zu können. Das zuverlässigste Einteilungsmoment liefert eine vergleichende Morphologie des Nervensystems. Hinsichtlich des Nervensystems weist *Bythinella dunkeri* Übereinstimmungen auf sowohl mit *Vitrella* (*Lartetia* BG.) als auch mit *Hydrobia*. Gleich *Vitrella* besitzt sie voneinandergetrennte Cerebral-, Pleural-, Supra- und Subintestinalganglien. Auch in den Verhältnissen des Tentakel- und Osphradialnerven stimmen die beiden Formen überein. Dagegen fehlt bei *Vitrella quenstedtii* der Opticus, da dieses Tier als Höhlenbewohner blind ist. Während jedoch bei *Vitrella* das Connectiv zwischen rechtem Pleural- und Supraintestinalganglion lang ist, ist es bei *Bythinella* relativ kurz. Bei *Bythinella* gehen vom linken Pleuralganglion zwei Nerven ab, bei *Vitrella* dagegen nur ein einziger. Zur Schnauze ziehen jederseits von den Cerebralganglien bei ersterer drei Nerven, für letztere gibt SEIBOLD nur einen an. Hinsichtlich der von den Buccalganglien ausgehenden Nerven stimmt *Bythinella* mehr mit *Hydrobia ulvae* überein. Während bei *Vitrella* die Buccalganglien die Zungenknorpel innervieren, entspringt bei *Bythinella* und *Hydrobia* jederseits von denselben ein Nerv, der sich aufwärts um den Schlund erstreckt. Die Pro- und Metapodialganglien kommen bei allen drei Formen vor. Der seitliche Pedalnerv weist bei *Bythi-*

nella und *Hydrobia* noch eine kleine gangliöse Anschwellung auf, die bei *Vitrella* nicht mehr vorzukommen scheint. Die Nerven, die an der Wurzel der Cerebropedal-Connective entspringen, hat *Bythinella* mit *Hydrobia* gemeinsam. SEIBOLD gibt diese Nerven für *Vitrella* nicht an. Bei *Bythinella* geht von der Mitte des rechten Pleuropedal-Connectivs noch ein stärkerer Nerv ab. Da dieser Nerv für *Littorina littorea* und *Bythinia tentaculata* als Teilhaber an der rechten Zygoose charakteristisch ist und von mir auch für *Bythinella* erwiesen ist, scheint er von SEIBOLD und HENKING bei *Vitrella* und *Hydrobia* übersehen worden zu sein. Ein wichtiger Unterschied zwischen *Vitrella* und *Bythinella* einerseits und *Hydrobia* andererseits besteht in der Verschmelzung von Cerebral- und Pleuralganglion bei letzterer, was HENKING aus der Tatsache erschließt, daß von jedem Pedalganglion zwei Connective zu den entsprechenden „Oberschlundganglien“ ziehen. Dieser Verschmelzungsprozeß ist bei *Bythinella* bereits für die rechte Seite angebahnt. Ein weiterer Vergleich zwischen *Bythinella* und *Hydrobia* ist schwierig, da die Angaben HENKING's über den über der Bindegewebsmembran liegenden Ganglienkomples ziemlich unklar und zweifelhaft sind. Er gibt weder im Text noch in seiner Zeichnung die Stelle an, wo die für die Prosobranchier so charakteristische Chiastoneurie stattfindet. Aus vergleichend morphologischen Gründen sollte man sie zwischen seinem „Oberschlund-“ und „akzessorischen Ganglion“ erwarten. Man hätte dann in letzteren die homologen Gebilde zu den Supra- und Subintestinalganglien zu erblicken. Von dem rechten akzessorischen Ganglion führt ein Nerv zu einem über dem Vorderdarm gelegenen Ganglion, das HENKING trotz dessen sonderbarer Lage als Kiemenganglion bezeichnet. Ein besonderes Abdominalganglion erwähnt er nicht. Wahrscheinlich haben wir in seinem „Kiemenganglion“ ein solches zu erblicken, zumal sich auch ein vom akzessorischen Ganglion der linken Seite ausgehender Nerv mit einem Nerven des Kiemenganglions vereinigt. Eine erneute Untersuchung dieser Verhältnisse erscheint dringend erwünscht und dürfte aller Wahrscheinlichkeit nach auch im oberen Schlundkomplex größere Übereinstimmungen mit *Bythinella* zutage fördern.

Mit *Vitrella* und *Hydrobia* hat *Bythinella* das Vorhandensein der medianen und seitlichen Flimmerrinnen des Pharynx sowie auch der seitlichen Drüsenrinnen des Ösophagus gemeinsam. Besonders auffallend aber ist die Übereinstimmung von *Bythinella* und *Vitrella* im morphologischen und histologischen Aufbau der weiblichen Geschlechts-

organe. Wie ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung über die Anatomie der *Bythinella dunkeri* hervorgehoben habe, liegt auch bei dieser über der Anhangsdrüse des Oviducts noch eine weitere Drüse, die der Anhangsdrüse des Receptaculum seminis von *Vitrella* homolog ist, die ich aber aus früher erwähnten Gründen als Eiweißdrüse bezeichnete. Auch im Bau und der Lage der Anhangsdrüse des Vas deferens stimmen die beiden Formen überein.

Ursprüngliche Verhältnisse zeigen sich bei *Bythinella* in bezug auf das Osphradium. Dieses ist wie bei *Bythinia*, *Littorina*, *Planaxis* und *Rissoa* ein verdickter Wulst, aber nicht lang und fadenförmig wie bei diesen, sondern kurz und gedrunken. Eine Faltung der seitlichen Ränder des Osphradiums, welche den ersten Schritt einer höheren Entwicklung dieses Organs bei den Monotocardiern darstellt, ist bei *Bythinella* noch nicht eingetreten. Während bei *Bythinia* und *Littorina* das Osphradium durch einen Nerven innerviert wird, der nur vereinzelte Ganglienzellen aufweist, hat *Bythinella* ein besonderes gut ausgebildetes Osphradialganglion. Die einzige bisher genauer beschriebene Form, die in der morphologischen und histologischen Beschaffenheit des Osphradiums weitgehende Übereinstimmungen mit *Bythinella* aufweist, ist *Vitrella*. Auch sie hat ein besonderes Osphradialganglion und läßt eine Scheidung des Epithels in Wimper- und Sinneszellen erkennen.

Trotz aller dieser weitgehenden Koinzidenzen sind jedoch auch tiefgreifende Unterschiede zwischen beiden Formen vorhanden, die die Einreihung in zwei verschiedene Gattungen vollkommen rechtfertigen. Die beiden Speicheldrüsen von *Bythinella* münden in die vorderen Ausläufer der seitlichen Drüsenrinnen ein, die ebenfalls nur in Zweizahl vorhandenen Speicheldrüsen von *Vitrella* dagegen in die einwärts davon gelegenen seitlichen Flimmerrinnen. Den Schlüssel für diese auffallenden Verschiedenheiten liefert vielleicht ein Vergleich mit *Hydrobia ulvae*. Von dieser beschreibt HENKING 2 Paar Speicheldrüsen, 2 kleinere vordere und 2 größere hintere. Die Mündung dieser letzteren liegt auf der Oberseite der äußeren Längsfalten. Dieses Speicheldrüsenpaar entspricht den Speicheldrüsen von *Bythinella*. Allem Anschein nach sind die Speicheldrüsen von *Vitrella* mit dem vorderen Speicheldrüsenpaar von *Hydrobia* zu homologisieren. HENKING gibt zwar nicht genau die Mündung derselben in die seitlichen Flimmerrinnen an; auf seiner fig. 11 sind aber die äußeren Seitenfalten nur mehr andeutungsweise vorhanden, so daß eine Einmündung der zwischen diesen und den seit-

lichen Flimmerrinnen verlaufenden vorderen Speicheldrüsen in die äußeren Seitenfalten unwahrscheinlich ist.

Der primitive Charakter von *Bythinella* kommt vor allem im Bau ihres Zungengerüstes zum Ausdruck, insofern nämlich als über den beiden Hauptknorpeln noch jederseits eine reduzierte Knorpelspange liegt. SEIBOLD erwähnt für *Vitrella* nur zwei Hauptknorpel. Dagegen macht HENKING über *Hydrobia ulvae* folgende Angabe: „Besonders hervorgehoben zu werden verdient, daß dort wo sich jederseits an der Zunge noch ein besonderer Wulst erhebt, auch eine Partie eines aus kleineren Zellen bestehenden Knorpels sich einstellt.“ In diesen Knorpelpartien der *Hydrobia ulvae* haben wir das Homologon zu den erwähnten oberen Knorpelspangen von *Bythinella dunkeri* vor uns. Ein Vergleich meiner Fig. N mit der HENKING'schen fig. 11 zeigt, daß bei *Bythinella* die in Reduktion begriffenen oberen Knorpelspangen noch besser erhalten sind als bei *Hydrobia*. Da nun aber eine allmähliche Verschmelzung und Reduktion der bei *Patella* noch in Sechszahl vorhandenen Knorpel in der Richtung einer Höherentwicklung liegt, steht also *Bythinella* auch in dieser Hinsicht noch auf einer etwas tieferen Stufe als *Hydrobia*, wie wir es bei der Würdigung des Nervensystems schon bezüglich der Konzentration der Ganglien feststellen konnten. Im übrigen stimmt der Bau der gut ausgebildeten Zunge bei beiden Formen überein. Bei *Vitrella* ist nach den Angaben SEIBOLD's die Zunge dagegen nur schwach entwickelt.

Bythinella dunkeri ist von allen bisher genauer bekannten Hydrobiiden durch den Besitz eines Krystallstiels ausgezeichnet, der in einem besonderen Magenblindsack liegt. Wir haben es hier mit einer interessanten Konvergenzerscheinung zu tun. Lange Zeit kannte man einen Krystallstiel nur bei Muscheln und brachte ihn mit der Verdauung der aus Moder und Mikroorganismen bestehenden Nahrung dieser Molluskengruppe in Verbindung. Später wurde dann durch MOORE bei *Typhobia*, einer prosobranchiaten Schnecke, in einem besonderen Magenblindsack ein Krystallstiel festgestellt. WOODWARD fand im *Pteroceras*-Blindsack einen 10 cm langen Krystallstiel, der Mucin- und Proteidreaktionen gab. Auch von PELSENEER wird für die zu den Fissurelliden gehörige *Emarginula* in einem wimpernden Magenblindsack ein Krystallstiel angegeben. SIMROTH ist geneigt, den Krystallstiel als ein Speicherorgan aufzufassen. Er schreibt: „Die Bedeutung der Reserve, entweder wieder gelöst und im Dünn- und Enddarm resorbiert zu werden, oder durch Flimmerepithel vor-

geschoben, durch einen Kauzahn abgeschnitten zu werden und die Nahrung einzuhüllen und somit den Darm zu schützen, bleibt unentschieden, wenn auch die Speicherung für Hungerszeiten in erster Linie stehen mag.“ Diese letzte Annahme scheint mir für *Bythinella dunkeri* weniger in Frage zu kommen, da die Nahrungsverhältnisse derselben das ganze Jahr über ziemlich konstant bleiben. Wahrscheinlicher dagegen ist die zweite in obigem Satze ausgesprochene Vermutung, da bei *Bythinella* alle hierfür erforderlichen Bedingungen vorhanden sind. Der Krystallstielsack trägt Flimmerepithel, und ihm gegenüber befindet sich im Magen ein Kauzahn. Wie dem aber auch sei, die Annahme SIMROTH's, daß ein Krystallstiel auf die Formen beschränkt ist, die nach Art der Muscheln von Moder und Mikroorganismen leben, hat durch meine Untersuchungen eine treffende Bestätigung erhalten, denn auch *Bythinella dunkeri* ernährt sich ausschließlich von modernen Pflanzenteilen.

Wohl die interessanteste Konvergenzerscheinung, die *Bythinella* aufzuweisen hat, besteht in der Ausbildung einer Drüsenrute, die auch der ihr sonst im Bau der Generationsorgane nahe stehenden Gattung *Vitrella* fehlt. In ihrer typischen Ausprägung tritt dagegen eine Drüsenrute bei der *Bythinella* fernstehenden Gruppe der Heteropoden auf. Abgesehen von der Größe ist das zweiteilige Copulationsorgan von *Bythinella* dem ebenfalls zweiteiligen Begattungsorgan von *Pterotrachea coronata* und *Oxygyrus keraudrenii* zum Verwechseln ähnlich. Der Penisanhang dieser letzteren steht wie bei *Bythinella* mit einer langen tubulösen Drüse in Verbindung, die ein zähes Secret absondert. Wie bei *Bythinella* ist die Drüsenrute an ihrem Ende stark angeschwollen. *Pterotrachea* und *Oxygyrus* sind nun Vertreter der pelagischen Fauna und müssen ihre Copula im wogenden Meer vornehmen. Man nimmt daher an, daß der Penisanhang mit seiner Klebdrüse als Haftorgan bei der Copula dient. Diese Vermutung scheint mir durch einen Vergleich mit *Bythinella* zur Wahrscheinlichkeit erhoben zu werden, denn auch bei ihr fordert das stark strömende Wasser der Gebirgsbäche eine engere Befestigung bei der Begattung. Hierzu wird zweifelsohne die Drüsenrute verwandt. Eine andere Funktion derselben ist nahezu ausgeschlossen, zumal wenn wir uns der weitgehenden Übereinstimmungen erinnern, die zwischen *Bythinella dunkeri* und *Vitrella quenstedtii* hinsichtlich der Morphologie der Geschlechtsorgane mit alleiniger Ausnahme der Drüsenrute bestehen. *Vitrella* lebt in dem stillen und wenigbewegten Wasser der württembergischen Höhlen. Nur diese Tatsache macht das Fehlen der

Drüsenrute bei ihr verständlich. Leider gelang es mir trotz eifriger Bemühungen nicht, die hier durch Indizienbeweise begründete Funktion der Drüsenrute durch die direkte Beobachtung zu bestätigen.

Zum Schluß unserer vergleichend anatomischen Betrachtungen seien die Hauptunterscheidungsmerkmale der drei vielfach miteinander verwechselten Gattungen *Hydrobia*, *Bythinella* und *Vitrella* nach dem augenblicklichen Stand unserer Kenntnisse nochmals kurz in einer Tabelle zusammengefaßt:

- | | | |
|-----------------------|--|-------------------|
| A. Brackwasserformen. | Cerebral- und Pleuralganglien miteinander verschmolzen. 2 Paar Speicheldrüsen. Zungenknorpel mit stark reduzierten oberen Knorpelspangen | <i>Hydrobia</i> |
| B. Süßwasserformen. | Cerebral- und Pleuralganglien getrennt. Nur 1 Paar Speicheldrüsen. | |
| a) | Quellbewohner. Penis mit Drüsenrute. Augen vorhanden. Magen mit Krystallstielsack. Zungenknorpel mit reduzierten oberen Knorpelspangen | <i>Bythinella</i> |
| β) | Höhlenbewohner. Augen reduziert. Penis ohne Drüsenrute. Magen ohne Krystallstielsack. Zungengerüst nur aus zwei Hauptknorpeln bestehend | <i>Vitrella</i> . |

Ocologische Beobachtungen.

Bythinella dunkeri ist auf das rheinisch-westfälische Schiefergebirge, den Schwarzwald und die Pfalz beschränkt. Sie lebt nur in der oberen Quellregion kalter Gebirgsbäche, kommt hier aber meist in so großen Mengen vor, daß man mit einer Handvoll Laub oft 30—50 der kleinen Schnecken heraushebt. Die Tiere kriechen zwischen den ins Wasser gefallen Blättern herum und schaben mit der Radula den an denselben haftenden Mulm ab. Irgend welche organisierten Bestandteile, wie Diatomeen, habe ich in ihrem Darmtractus nicht feststellen können.

Bei Erschütterungen ziehen sich die Schnecken in die Schale zurück. Dies geschieht in der Weise, daß sich der Fuß in der Mitte einfaltet und das Metapodium gegen das Propodium zu liegen kommt. Kopf und Propodium werden darauf in die Mantelhöhle zurückgezogen, so daß schließlich das Operculum dem Mantelrand dicht anliegt. Damit jedoch die Schnecken im zurückgezogenen Zustand nicht von der Strömung fortgespült werden, scheiden sie vorher aus der Randdrüse einen zähen Faden ab, der an irgend

einem Gegenstand befestigt wird. Auch im Aquarium kann man häufig beobachten, daß sich einzelne Schnecken mit einem Schleimfaden an der Glaswand angeheftet haben. Einen Beweis für die Festigkeit des von der Randdrüse ausgeschiedenen Secrets liefert folgende Tatsache. Ich beobachtete unter dem Binokular, wie eine lebhaft umher kriechende Schnecke eine andere, an ihrem Gehäuse befestigte mit sich herumschleppte. Selbst als ich die eine der beiden Schnecken mit der Pinzette erfaßte und aus dem Wasser heraus hob, blieb die andere noch an ihr haften.

Die interessanteste biologische Eigentümlichkeit von *Bythinella dunkeri* ist ihr Verhalten gegen Temperaturschwankungen. Bei 35° C sterben die Schnecken in 1—2 Stunden ab. Temperaturen von ungefähr 20° vermögen sie nur kurze Zeit zu ertragen. Steigt die Temperatur über 12°, so werden die Tiere allmählich träge und ziehen sich schließlich in ihr Gehäuse zurück. Kühlt man sie auf 2—3° ab, so tritt auch zunächst eine Herabminderung der Bewegungsfähigkeit ein, dann aber fallen die Tiere wie betäubt um, und wenn die Unterkühlung 2—3 Wochen dauert, stirbt die Mehrzahl derselben in völlig ausgestrecktem Zustand ab. Am lebhaftesten zeigen sich die Schneckchen, wenn man sie in frisches, kühles Leitungswasser bringt. Um die Lieblingstemperatur von *Bythinella dunkeri* zu bestimmen, nahm ich Temperaturmessungen in jener anfangs erwähnten Quelle vor, aus der ich das Material für meine anatomischen Untersuchungen bezog. Die Ergebnisse meiner Messungen sind in folgender Tabelle zusammengestellt:

Datum der Messung	Temperatur (in Celsiusgraden)			Außentemperatur und Witterungs- verhältnisse
	der Quelle	in 12 m Abstand von derselben	in 20 m Abstand von derselben	
16./6. 1913 5 h. p. m.	10°	10,5°	11°	22°. Sonnenschein
12./7. 1913 5 h. p. m.	10,1°	11,3°	12°	22,5°. Sonnenschein
22./10. 1913 3 h. p. m.	10°	10,3°	10,5°	11,2°. bewölkt
30./11. 1913 3 h. p. m.	10°	9,9°	9,9°	9,7°. regnerisch
2./2. 1914 2 h. p. m.	9,6°	8,8°	—	5°. Sonnenschein

Aus diesen Zahlen geht hervor, daß die Schwankung der Quelltemperatur während des ganzen Jahres noch nicht 1° beträgt, daß wir es also mit einer stenothermen Quelle zu tun haben. In 12 m Entfernung von der Quelle, wo ich stets die meisten Schnecken antraf, beträgt die jährliche Temperaturschwankung ungefähr 2°. *Bythinella dunkeri* ist also ein stenothermes Kaltwassertier. Diese

Tatsache liefert uns auch die Erklärung dafür, weshalb sie z. B. in den Quellen des viel kälteren und rauheren Soonwaldes völlig fehlt. Hier steigt nämlich die Temperatur der Quellen im Hochsommer auf 15°, um im Winter auf 4 oder 5° herabzusinken. Eine weitere, bereits von VOIGT und LAUTERBORN festgestellte Eigentümlichkeit unserer Schnecke besteht in dem Zeitpunkt ihrer Laichablage, welcher in den Februar fällt, also in eine Zeit, wo die obere Quellregion ihre tiefste Temperatur aufweist. Die Sexualtemperatur von *Bythinella dunkeri* liegt also bei ungefähr 8°. Auch im Aquarium legen die Schnecken ihre Eier ab. Die ersten Eier fand ich Ende Januar. Den Zeitpunkt und den Vorgang der Begattung vermochte ich trotz eifriger Beobachtung nicht festzustellen. Erwähnt sei jedoch, daß ich im Receptaculum seminis einer Ende Oktober abgetöteten Schnecke große Mengen von Spermien fand. Um die Eiablage zu beeinflussen, unterwarf ich eine größere Zahl von Schnecken vom 25. November bis 24. Dezember einer Unterkühlung. Da mein Apparat jedoch nicht die nötigen Regulievorrichtungen besaß, die für ein so empfindliches Tier wie *Bythinella* unbedingt erforderlich sind, verlief mein Versuch ergebnislos. Eine Wiederholung des Experiments bei einer konstanten Temperatur von 7—8° und genügend vorhandener Nahrung dürfte vielleicht zu interessanten Ergebnissen führen.

Aus der im Winter erfolgenden Eiablage von *Bythinella dunkeri* schließt LAUTERBORN auf ihre Relictennatur aus der Eiszeit. Ich stimme der LAUTERBORN'schen Vermutung bei und möchte dieselbe auch auf *Vitrella* ausdehnen, denn auch diese ist ein stenothermes Kaltwassertier, das gegen Temperaturschwankungen sehr empfindlich ist. *Vitrella quenstedtii* bewohnt einige Höhlen des schwäbischen Juras, die eine konstante Temperatur von 9° aufweisen. Die gemeinsame Stammform von *Bythinella* und *Vitrella* lebte wohl in den großen Staubecken der eiszeitlichen Gletscher. Als sich das Eis zurückziehen begann, standen dieser im Laufe der Jahrtausende an das kalte Wasser angepaßten Stammform zwei Wege offen: der in die Höhlen und der in die Quellen, beides Orte, die in ihren Temperaturverhältnissen dem Gletscherwasser noch am ähnlichsten waren. Diejenigen, die die Höhlen als Zufluchtsort erwählten, stellen unsere heutige Gattung *Vitrella* dar, die aber, die in den kalten Quellen ein letztes Refugium fanden, wurden zur Gattung *Bythinella* und bildeten zur Befestigung bei der Copula im strömenden Wasser

eine Drüsenrute aus, die ihre Verwandten im stillen Höhlenwasser nicht benötigten.

Anhang. Die Parasiten der *Bythinella dunkeri*.

Bereits bei der Durchsicht meiner ersten Schnittserien fand ich zwischen den Leberlappen und in der Umgebung der Geschlechtsdrüsen eigenartige Gebilde, die allem Anschein nach nicht zu den Geweben der Schnecke gehörten. Als ich dann später die fraglichen Fremdkörper auch im Rectalsinus wiederfand, richteten sich meine Vermutungen auf etwa in der Schnecke schmarotzende Cercarien und deren Keimschläuche. Ich begann daher, meine Aquarien sorgfältig von allen Fremdbestandteilen zu reinigen, und konnte bereits nach einigen Tagen in ihnen 2 verschiedene Cercarienarten feststellen, von denen die eine ein kurzes Stummelschwänzchen besaß und sich kriechend auf dem Boden des Aquariums fortbewegte, während die andere einen langen Schwanz hatte und sich als geschickter Schwimmer lebhaft im Wasser hin und her tummelte.

Erstere, der ich den Namen *Cercaria repens* gegeben habe, sei hier zunächst beschrieben. Gelegentlich der Feststellung der Fortbewegungsverhältnisse und der Art der Nahrungsaufnahme von *Bythinella dunkeri* konnte ich beobachten, wie eine jener kurzschwänzigen Cercarien gerade aus der Mantelhöhle einer Schnecke herauskroch und sich in vertikaler Richtung schlängelnd auf den Boden des Gefäßes niederließ. Um mir zur näheren Untersuchung der Parasiten genügend Material zu verschaffen, zog ich jene Schnecke, ohne sie vorher durch chemische Reagentien abzutöten, mit einer kleinen Pinzette aus ihrem Gehäuse heraus und brachte sie in einem Tropfen Wasser unter das Mikroskop. Bereits nach kurzer Zeit konnte ich nun beobachten, wie sich nacheinander eine ganze Anzahl von Cercarien den Weg ins Freie bahnte. Als ich dann den Körper der Schnecke mit Präpariernadeln vorsichtig noch etwas zerzupfte, arbeiteten sich auch 2 Keimschläuche der Cercarien mühsam aus den Geweben ihres Wirtes heraus. Nachdem ich mich über die Art der Bewegung der Parasiten näher orientiert hatte, tötete ich sie mit heißem Sublimat ab und behandelte sie in der üblichen Weise mit einer schwachen alkoholischen Boraxkarminlösung. Nach oben beschriebener Methode konnte ich später einmal aus einer Schnecke nicht weniger als 6 Keimschläuche und 20 stummelschwänzige Cercarien befreien. Die Länge der in Frage stehenden *Cercaria repens* schwankt je nach dem Grad der Kontraktion zwischen

0,2 und 0,32 mm, ihre Breite zwischen 0,08 und 0,1 mm. *Cercaria repens* (Fig. W) hat zwei Saugnäpfe, einen Mund- und einen Bauchsaugnaf (Ms, Bs). Der Bauchsaugnaf liegt in der Körpermitte und ist kleiner als der Mundsaugnaf. Letzterer hat einen Durchmesser von 0,52 mm, ersterer von 0,03 mm. Die Cercarie ist ausgezeichnet durch den Besitz eines Kopfstachels (Fig. W St). Dieser befindet sich in einer dünnen strukturlosen Scheide der dorsalen Lippe des Mundsaugnafes (Fig. X). Er ist von mandelförmiger Gestalt. Der Stachel der gerade der Amme entschlüpften Cercarie besitzt eine Länge von 0,006 mm. Die Stachelscheide ist 0,022 mm lang. Einmal fand ich auch eine Cercarie, die bei sonst gleichem Bau 2 übereinanderliegende Stachelscheiden hatte. Über dem Bauchsaugnaf liegen jederseits 2 Drüsengruppen, deren Ausführungsgänge zu beiden Seiten der Stachelscheide münden (Stdr). Der Inhalt der Drüsen färbt sich mit Boraxkarmin intensiv rot, so daß man die Zahl ihrer Zellen nicht genau bestimmen kann. Außerdem liegen die Drüsenzellen — wahrscheinlich 3 auf jeder Seite — so nahe beieinander, daß auch die Beobachtungen am lebenden Tier ziemlich schwer und unsicher sind. Einen Darm konnte ich weder an meinen Präparaten noch an den lebenden Cercarien feststellen. Unter dem Bauchsaugnaf liegt die rundliche Excretionsblase (H), die sich allmählich nach hinten verjüngt und mit ihrem Ausführungsgang an der Basis des Stummelschwanzes endet. Die Excretionsblase ist von kubischen Zellen ausgekleidet und enthält stark lichtbrechende Konkretionen. Der hintere Körperabschnitt der Cercarien zeichnet sich durch eine besonders große Durchsichtigkeit aus. Der Stummelschwanz von *Cercaria repens* ist gegen den Körper deutlich abgesetzt. Hinten ist er abgerundet und wird im Gegensatz zu den Formen mit napfförmigem Schwanzende nicht zur Fortbewegung verwandt. Die Schwanzlänge beträgt 0,025 mm, also nur ein Zehntel der gesamten Körperlänge. Die Schwimmbewegungen der Cercaria sind ziemlich ungeschickt. *Cercaria repens* schwimmt daher auch nur, wenn sie durch die Not dazu getrieben wird, z. B. wenn sie aus einer an der Oberfläche des Wassers schwimmenden Schnecke auskriecht. Immer aber, wenn man sie zum Schwimmen zwingt, ist sie bestrebt, einen festen Gegenstand zu erhaschen, um sich dann in gewohnter Weise auf demselben kriechend weiter zu bewegen. Die Kriechbewegungen der Cercarien sind spannerartig. Das Tier saugt sich zunächst mit dem Mundsaugnaf fest, kontrahiert dann den übrigen Körper und schiebt dadurch den Bauchsaugnaf an den

Mundsaugnapf heran. Dieser löst sich dann von seiner Unterlage los, und der Vorderkörper wird gewaltsam ausgestreckt, bis sich der Mundsaugnapf wieder angesaugt hat und das Spiel von neuem beginnt. Der ganze Prozeß verläuft meist so schnell, daß man seine einzelnen Phasen nicht genau verfolgen kann. Die Bewegungen der Cercarien sind am lebhaftesten kurze Zeit nach ihrer Befreiung aus

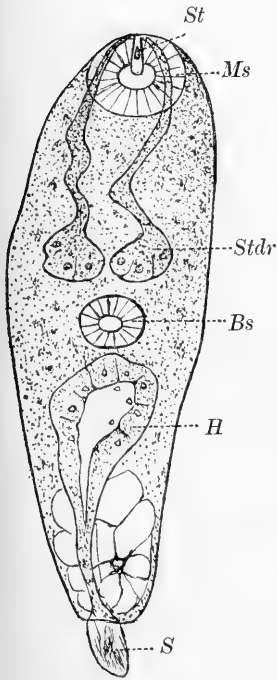


Fig. W.

Cercaria repens.
270:1.

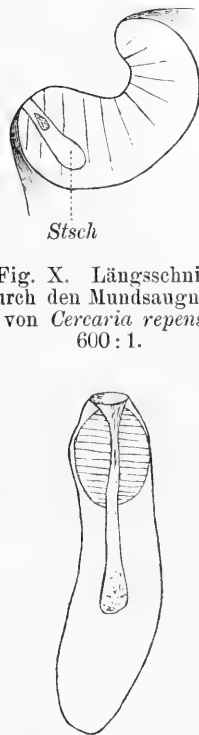


Fig. X. Längsschnitt
durch den Mundsaugnapf
von *Cercaria repens*.
600:1.

Fig. Z. Junge *Redia*
repens. 150:1.

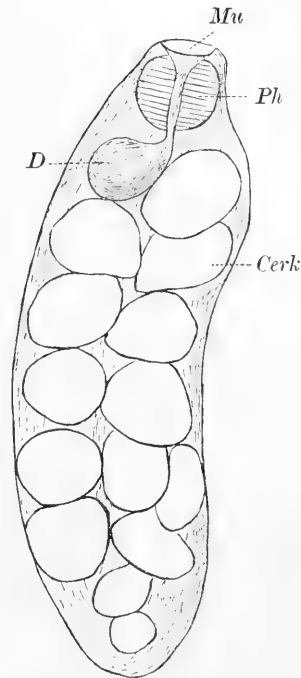


Fig. Y.

Ausgewachsene *Redia repens*.
150:1.

der Amme. *Cercaria repens* gehört also, wie aus meiner Beschreibung hervorgeht, zu den microcerken Cercarien, also zu einer Gruppe, die nur wenige Arten umfaßt. Die microcerken Cercarien zerfallen in bewaffnete und unbewaffnete. Unsere Form wäre also neben *Cercaria micrura Bythiniae tentaculatae* (FIL.) und *Cercaria myzura Neritinae fluviatilis* (PAGST.), von denen sie sich abgesehen von anderen Merkmalen auch durch die abgerundete Form ihres Schwanzes

unterscheidet, in die Unterabteilung der bewaffneten microcerken Cercarien einzureihen. Die Keimschläuche, in denen sich *Cercaria repens* entwickelt, sind Redien (Fig. Y). Die Vermutung BRAUN's: „Alle bestachelten Arten, die übrigens vielfach miteinander verwechselt worden sind, entstehen, soviel wir bis jetzt wissen, direkt aus Sporocysten“ (in: BRAUN, Trematoden) trifft also für *Cercaria repens Bythinellae dunkeri* ebensowenig wie für das *Distomum armatum Paludinae impurae* (DE FILIPPI) und die *Cercaria myzura Neritinae fluviatilis* (PAGENSTECHER) zu. Während die jungen Redien eine schlanke Schlauchform besitzen (Fig. Z), sind die älteren mehr sackförmig (Fig. Y). Der Ringwulst, der bei der Mehrzahl aller Redien den Kopfteil gegen den übrigen Körper abgrenzt, fehlt bei unserer Form. Ebensowenig ist das Hinterende des Körpers gegen den Mittelkörper abgesetzt. Die Länge der ausgewachsenen Redien beträgt 0,55 mm, ihre Breite 0,17 mm. Der Darm beginnt mit der endständig gelegenen Mundöffnung (Fig. Y *Mu*). Diese führt in einen kurzen Vorraum, auf den dann der von einem kräftigen Pharynx umgebene Ösophagus folgt. Der Durchmesser des Pharynx schwankt je nach dem Alter der Redien zwischen 0,05 und 0,07 mm. Der auf den Pharynx folgende Darmblindsack ist bei jungen Redien relativ lang und zylinderförmig (Fig. Z), bei älteren dagegen ist er nur ganz kurz und kugelförmig (Fig. Y). Der Darm hebt sich schon bei den lebenden Redien infolge seines dunkel gefärbten Inhaltes von der Umgebung deutlich ab. Die älteren Redien enthalten 12 bis 18 Cercarien. Eine besondere Geburtsöffnung konnte ich nicht nachweisen. Die jungen sehr beweglichen Redien sind im ausgestreckten Zustand 0,21 mm lang.

Eine zweite ungefähr gleich häufige Cercarie der *Bythinella dunkeri* gehört zu den leptocerken Cercarien. Da ich sie mit keiner der bisher beschriebenen Formen identifizieren konnte, habe ich sie wegen der außerordentlich großen Elastizität ihres Schwanzes *Cercaria elastica* genannt. Ihr Körper ist ohne Schwanz im ausgestreckten Zustand 0,13 mm lang. *Cercaria elastica* hat zwei Saugnäpfe. Der Bauchsaugnapf, der etwas kleiner ist als der Mundsaugnapf (s. Fig. A¹), liegt ein wenig hinter der Körpermitte. Der Mundsaugnapf, dessen dorsale Lippe mit einem Stachel bewehrt ist, besitzt einen Durchmesser von 0,026 mm. Zu beiden Seiten der Stachelscheide münden die stark gewundenen Ausführungsgänge der Stacheldrüsen. Diese sind in Vierzahl beiderseits vom Bauchsaugnapf angeordnet. Wenn die Cercarie sich ausstreckt, kann man bei 300facher Vergrößerung und

geeigneter Blendestellung die beiderseits in einer Linie hintereinander gelegenen bläschenförmigen Kerne der Drüsenzellen wahrnehmen. Einen Darm konnte ich auch bei dieser Form nicht feststellen. Die Excretionsorgane treten je nach der Kontraktion des Cercarienkörpers verschieden stark hervor. Die Harnblase ist Y-förmig. Der unpaare Stamm ist ziemlich breit und gabelt sich in zwei schwächere Äste, die oralwärts immer dünner werden und sich schließlich verlieren. Im kontrahierten Zustand ist der Schwanz der Cercarie kaum mehr als halb so lang wie der Körper. Sobald aber die Cercarie zu schwimmen beginnt, verlängert der Schwanz sich um das Doppelte und schlägt nun längere Zeit kräftig hin und her. Bei den Schwimmbewegungen des Schwanzes biegt sich der Rumpf nach der Schwanzwurzel zu um. Die Kriechbewegungen der *Cercaria elastica* sind bei weitem nicht so geschickt wie die der *Cercaria repens*. Erstere läßt sich daher auch nur auf den Boden nieder, wenn sie vom Schwimmen ermüdet ist. Ebenso wie der Schwanz der Cercarie ist auch ihr Körper außerordentlich kontraktile. Vielfach kann man beobachten, daß er sich bis zur Kugelform kontrahiert. *Cercaria elastica* entwickelt sich unter Umgehung des Redienstadiums direkt aus Sporocysten (Fig. B¹). Diese sind sackförmig und haben eine durchschnittliche Länge von 0,35 mm und eine Breite von 0,15 mm. In einer Sporocyste konnte ich 8 Cercarien zählen, von denen die größeren lebhaft hin- und herkrochen. Wegen des Vorhandenseins eines scheitelständigen Bohrstachels gehört *Cercaria elastica* zu den leptocerken Xiphidiocercarien. Da ihr Schwanz keinen Flossensaum hat, ihre Körperlänge 0,2 mm nicht erreicht und der Bauchsaugnapf etwas kleiner ist als der Mundsaugnapf, gehört sie zur Gruppe der Cercariae microcotylae, einer Unterabteilung der Xiphidiocercarien. Charakteristisch für *Cercaria elastica* sind, abgesehen von der starken Kontraktilität des Schwanzes, die im ausgestreckten Zustand des Rumpfes beiderseits vom Bauchsaugnapf hintereinanderliegenden vier Stacheldrüsen.

Von den bisher beschriebenen beiden Arten unterscheiden sich die beiden folgenden durch ihre schlankere Gestalt sowie auch durch den Besitz von Augen. Die eine der beiden ist armiert. Ich habe ihr den Namen *Cercaria bipunctatarmata* gegeben, da ich eine Art mit den Merkmalen der in Frage stehenden Cercarie in der Literatur nicht beschrieben gefunden habe. *Cercaria bipunctatarmata* (Fig. C¹) besitzt im ausgestreckten Zustand eine Gesamtlänge von 0,48 mm, wovon 0,23 mm auf den Rumpf und 0,25 mm auf den

Schwanz entfallen. Die Cercarie hat zwei Saugnäpfe. Sie fällt sofort durch die außerordentlich starke Entwicklung des Bauchsaugnäpfes auf, der etwas hinter der Körpermitte liegt und größer ist als der Mundsaugnäpf. Jener hat einen Durchmesser von 0,035 mm,



Fig. A¹.

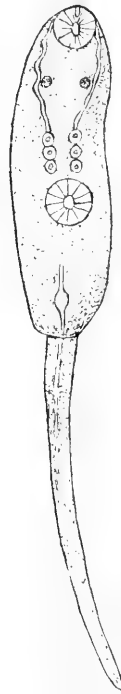


Fig. C¹.

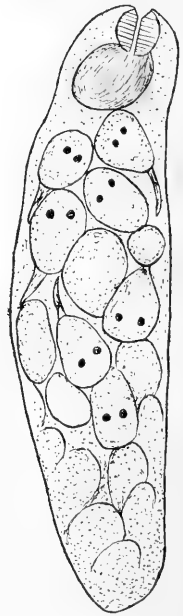


Fig. D¹.

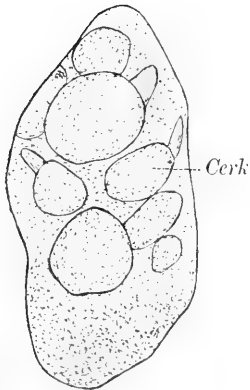


Fig. B¹.

Fig. A¹. *Cercaria elastica*. 225 : 1.

Fig. B¹. *Sporocystis elastica* mit Cercarien im Innern. 150 : 1.

Fig. C¹. *Cercaria bipunctatarmata*. 200 : 1.

Fig. D¹. *Redia bipunctatarmata*. 150 : 1.

dieser einen solchen von nur 0,029 mm. Der Stachel ist klein und liegt in der dorsalen Lippe des Mundsaugnäpfes. Zu beiden Seiten der Stachelscheide münden die Ausführungsgänge der Stacheldrüsen, die beiderseits zu dreien über dem Bauchsaugnäpf angeordnet sind. Zwischen Mund- und Bauchsaugnäpf liegen auf dem Rücken der

Cercarie einwärts von den Ausführungsgängen der Stacheldrüsen die beiden Augen (vgl. Fig. C¹). Dieselben stellen rundliche, nicht scharf begrenzte Pigmentflecke dar. Die Excretionsblase ist kugelförmig und läuft nach vorn in einen sich allmählich verjüngenden Stil aus. Auch bei dieser Form hebt sich ein Darm weder im lebenden Zustand noch bei Behandlung mit schwacher Osmiumsäure — die die einzelnen Organe scharf hervortreten läßt — noch an Boraxkarminpräparaten ab. Ich halte daher den Schluß für gerechtfertigt, daß sowohl *Cercaria bipunctatarmata* als auch die beiden vorher beschriebenen Formen nach der Befreiung aus den Keimschläuchen noch keinen deutlich differenzierten Darm, d. h. einen Darm mit Lumen, besitzen. Alle drei Cercarien sind bewaffnet, haben also noch einen zweiten Zwischenwirt. Sollte nicht vielleicht erst in diesem zweiten Zwischenwirt der Darm seine definitive Gestalt annehmen? Die Schwimmbewegungen von *Cercaria bipunctatarmata* sind sehr geschickt. Beim Schwimmen kontrahiert sich der Rumpf stark, und sein Kopfteil biegt sich leicht nach hinten. Der Schwanz schlägt dabei so schnell hin und her, daß man seine Bewegungen nicht einzeln verfolgen kann, sondern das Bild einer liegenden ∞ zu sehen bekommt. Wenn nicht mehr genügend Wasser zum Schwimmen vorhanden ist, saugt sich die Cercarie am Boden fest und schwingt so lange mit dem Schwanze hin und her, bis dieser an der Basis abbricht. Derartige abgeworfene Schwanzstücke winden sich noch längere Zeit kräftig hin und her. Dann aber erlahmt ihre Tätigkeit, und sie bleiben leblos am Boden liegen. Anders dagegen die Cercarienkörper. Haben wir vorher die Cercarie als geschickten Schwimmer charakterisiert, so lernen wir sie jetzt als gewandtes Kriechtier kennen. Ihre Kriechbewegungen sind dieselben wie bei *Cercaria repens*. Sehr zustatten kommt ihr beim Kriechen die Größe ihres Bauchsaugnapfes sowie dessen günstigere Lage im hinteren Körperabschnitt. *Cercaria bipunctatarmata* entwickelt sich in langgestreckten sackartigen Redien, die weder einen gesonderten Kopf- noch Schwanzteil erkennen lassen (Fig. D¹). Der Pharynx ist relativ schwach ausgebildet, der Darm kurz und kugelförmig. Die Redien ähneln also sehr denen der *Cercaria repens*, nur sind sie etwas schlanker. Im ausgewachsenen Zustand erreichen sie eine Länge von 0,52 mm und eine Breite von 0,13 mm. Aber abgesehen von diesem rein äußerlichen Unterscheidungsmerkmal erkennt man die Redien der *Cercaria bipunctatarmata* sehr leicht an den vielen schwarzen Pigmentflecken, die durch ihre Haut durchschimmern und die nichts

anderes sind als die Augen der im Innern liegenden Cercarienkeime. Die Zahl der in einer Redie eingeschlossenen Cercarien beträgt 15 und mehr. Aus meiner Beschreibung geht hervor, daß *Cercaria bipunctatarmata Bythinellae dunkeri* zu den Xiphidiocercarien gehört.

Mit der eben beschriebenen Cercarie ist auf den ersten Blick leicht eine weitere zu verwechseln, die auch von schlanker Gestalt ist und zwei Augen besitzt. Eine nähere Untersuchung des Tieres, dem ich den Namen *Cercaria elegans* beigelegt habe, läßt jedoch weit-

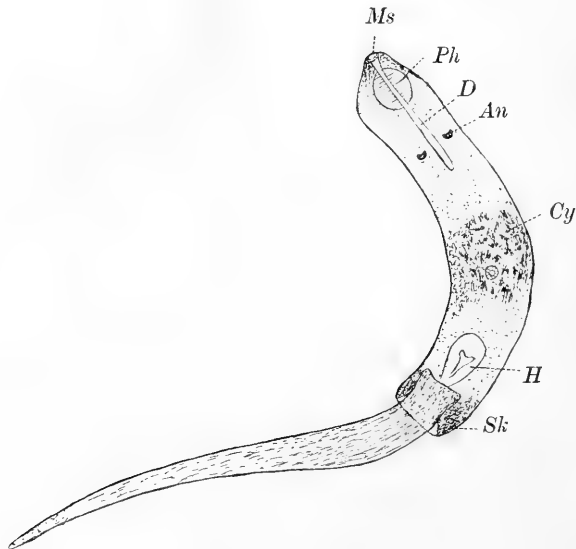


Fig. E¹. *Cercaria elegans*. 335:1.

gehende Unterschiede zu *Cercaria bipunctatarmata* erkennen. *Cercaria elegans* besitzt keinen Stachel und demgemäß auch keine Stacheldrüsen (Fig. E¹). Ihr Mundsaugnapf ist klein und kaum als solcher zu erkennen. Dagegen fällt der Pharynx durch seine außerordentliche Größe auf (Ph). Vom Darm ist der Ösophagus bereits vorhanden (D). Hinter der Körpermitte liegt der Bauchsaugnapf, der ungefähr von gleicher Größe ist wie der Mundsaugnapf. Er ist von einer Gruppe dunkler gefärbter Zellen (Cy) umgeben, so daß man ihn beim schwimmenden und kriechenden Tier nicht wahrnehmen kann. Nur wenn die Cercarie auf der Seite liegt, kann man sich

von seinem Vorhandensein überzeugen. Zwischen Mund- und Bauchsaugnapf befindet sich jederseits vom Darm ein Auge. Das hintere Rumpfende umfaßt kragenartig den basalen Teil des Schwanzes. Der Rumpf mißt einschließlich Schwanzkragen im ausgestreckten Zustand 0,17 mm. Der Schwanz ist kräftig entwickelt und übertrifft den Rumpf an Länge. Er wird im ausgestreckten Zustand 0,19 mm lang und hat in seinem basalen Teil eine Breite von 0,016 mm. Sowohl ventral wie dorsal besitzt der Schwanz einen schmalen medianen Flossensaum (Fig. F¹), der jedoch nicht bis zur Schwanzspitze reicht, sondern bereits eine kurze Strecke vorher verschwindet, um einer gleichfalls median verlaufenden Borstenreihe Platz zu machen. *Cercaria elegans* schwimmt geschickt, ihre Kriechbewegungen aber sind infolge der schlechten Ausbildung der Saugnapfe nur sehr mangelhaft. Auch *Cercaria elegans* entwickelt sich in länglichen Redien. Sie weist große Ähnlichkeit mit *Cercaria fulvopunctata* (ERCOLANI) auf, die nur einmal in Oberitalien in *Bythinia tentaculata* beobachtet wurde. Das ockerfarbige Pigment, das ERCOLANI in Schwanz und Rumpf von *Cercaria fulvopunctata* gesehen hat, fehlt bei *Cercaria elegans*. Wohl fällt auch bei ihr die Gegend um den Bauchsaugnapf durch ihre dunklere Farbe auf, die jedoch allem Anschein nach durch die hier in Gruppen vereinigten cystogenen Zellen hervorgerufen wird. Durch meine Feststellungen scheinen mir nunmehr auch die Zweifel behoben zu sein, die LÜHE gegen das Vorhandensein des Bauchsaugnapfes bei *Cercaria fulvopunctata* ERC. hegt. Bei meiner *Cercaria elegans* habe ich den Bauchsaugnapf ganz bestimmt beobachtet. Auf Grund der übrigen Ähnlichkeiten zwischen meiner und der ERCOLANI'schen Form glaube ich obigen Schluß ziehen zu dürfen. Als Hauptunterscheidungsmerkmale zwischen *Cercaria fulvopunctata* und *Cercaria elegans* kommen der Schwanzkragen des Rumpfes und der Borstenbesatz der Schwanzspitze der letzteren in Betracht, zwei Merkmale, die ERCOLANI für seine Form nicht angibt.

Außer den beschriebenen vier Cercarien fand ich noch eine fünfte, die ich jedoch anderer dringender Arbeiten wegen nicht sofort zeichnete und konservierte. Leider fand ich sie jedoch bisher nicht wieder. Ich bin daher nur in der Lage, eine allgemeine



Fig. F¹.
Schwanz der
Cercaria
elegans, von der
Seite gesehen.
150 : 1.

Charakteristik der Form zu geben. Sie ist in Gestalt und Größe der früher beschriebenen *Cercaria elastica* ähnlich und besitzt gleich dieser einen Stachel. Ihr Mundsaugnapf aber ist mit zwei birnförmigen, in der Mittellinie aneinanderstoßenden Organen ausgestattet. Derartige Gebilde, über deren Funktion man sich übrigens noch im unklaren ist, sind nun das Charakteristikum der *Cercariae virgulae*, zu denen also die in Frage stehende Form gehört.

Literaturverzeichnis.

1. 1890. BERNARD, F., Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches, in: Ann. Sc. nat. (7), Zool., Vol. 9, 1890, p. 89—404.
2. 1884. CLESSIN, S., Deutsche Excursionsmolluskenfauna, 2. Aufl., Nürnberg 1884.
3. 1857. FRAUENFELD, G., Über die Paludinen aus der Gruppe der *Paludina viridis*, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Vol. 22, Heft 1—3, 1857, p. 569.
4. 1894. HENKING, H., Beiträge zur Kenntnis von *Hydrobia ulvae*, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg i. B., Vol. 8, 1894, p. 89—110.
5. 1890. KORSCHOLT, E. und K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, Allg. Teil, Jena 1890.
6. 1899. LAMPERT, K., Das Leben der Binnengewässer, 1. Aufl., Leipzig 1899.
7. 1900. LANG, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, 2. Aufl., Mollusca, bearbeitet von Dr. K. HESCHELER, Jena 1900.
8. 1904. LAUTERBORN, R., Faunistische und biologische Notizen, in: Mitt. Pollichia, 1903, p. 63.
9. 1857. LESPES, M. CH., Observations sur quelques Cercaires parasites de Mollusques marins, in: Ann. Sc. nat. (7), Zool., Vol. 7, 1857, p. 113—117.
10. 1911. LÜHE, M., Trematoden, in: Süßwasserfauna Deutschlands, herausgeg. von BRAUER, Heft 17, Jena 1911.
11. 1912. MEISENHEIMER, J., Die Weinbergschnecke, Leipzig 1912.
12. 1854. MOQUIN-TANDON, A., Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France, Paris 1854.

13. 1881. PAGENSTECHER, H. A., Allgemeine Zoologie, Vol. 4, Berlin 1881.
 14. 1893. PAGENSTECHER, H. A. u. M. BRAUN, Vermes, Vol. 4 von: BRONN, Klass. Ordn. Thier-Reich, Abt. 1 a Mionelminthes, Trichoplax u. Trematoden. Leipzig 1879—1893.
 15. 1889. PERRIER, M. R., Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches, in: Ann. Sc. nat. (7), Zool., Vol. 8, 1889, p. 61—315.
 16. 1907. POPOFF, M., Eibildung von Paludina vivipara, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 70, p. 43—129.
 17. 1904. SEIBOLD, W., Anatomie der Vitrella Quenstedtii, in: Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, 1904, p. 198—225.
 18. 1907. SIMROTH, H., Mollusca, Vol. 3 von: BRONN, Klass. Ordn. Tier-Reich., Abt. 2: Gastropoda prosobranchia. Leipzig 1896 bis 1907.
 19. 1894. STAUFFACHER, H., Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea, in: Jena. Ztschr. Naturw. Vol. 28, 1894, p. 196—242.
 20. 1856. TROSCHEL, F. H., Das Gebiß der Schnecken. Berlin 1856.
-

Erklärung der Abbildungen.

Die Zeichnungen wurden, wo es anging, mit dem Zeichenapparat hergestellt.

Tafel 16.

Fig. 1. Abgetötetes Tier von der Unterseite. 25 : 1. *Zk* Zungenknorpel. *Fbr* Flimmerrinne. *Fs* Fußsohle.

Fig. 2. Anatomie eines weiblichen Tieres. ca. 25 : 1. *Zb* Zungenbulbus. *Pi* Pigmentschicht. *Au* Auge. *Rp* Radulapapille. *Sp* Speicheldrüsen. *Cg* Cerebralganglien. *Cm* Columellarmuskel. *Vrd* Vorderdarm. *M* Magen. *Krst* Krystallstielsack. *L* Leber (Mitteldarmdrüse). *Ed* Enddarm. *Pk* Pericard mit Kammer und Vorkammer. *N* Niere. *Os* Osphradium. *K* Kieme. *Hy* Hypobranchialdrüse. *Ov* Ovar. *Od* Oviduct. *Rec* Receptaculum seminis. *Eiw* Eiweißdrüse. *A* Anhangsdrüse des Oviducts.

Fig. 3. Anatomie eines männlichen Tieres. ca. 25 : 1. *H* Hoden. *Vd* Vas deferens. *Avd* Anhangsdrüse des Vas deferens. *Pe* Penis. *Drr* Drüsenrute. *Dr. d. Drr* Drüse der Drüsenrute.

Fig. 4. Auge. 270 : 1. *Ca* äußeres Corneaepithel. *Ci* inneres Corneaepithel. *L* Linse. *Gl* Glaskörper. *St* Stäbchen. *R* Retina.

Fig. 5. Querschnitt durch die Drüse der Drüsenrute. 465 : 1. *Dz* Drüsenzellen. *Stz* Stützzellen. *Sc* Sekret. *Rm* Ringmuskulatur.

Fig. 6. Querschnitt durch den Penis. 240 : 1. *Ep* Epithel. *Lm* Längsmuskeln. *Vd* Vas deferens.

Fig. 7. Querschnitt durch die Drüsenrute. 240 : 1. *Afg* Ausführung der Drüse. *Lm* Längsmuskulatur. *Ep* Epithel.

Fig. 8. Ovocyte zwischen indifferentem Keimepithel. 1000 : 1. *Ov* Ovocyte. *JK* indifferentes Keimepithel. *Bi* Bindegewebe.

Fig. 9. Partie aus der Anhangsdrüse des Oviducts. 270 : 1.

Fig. 10. Teil der Eiweißdrüse vor der Eiablage. 480 : 1.

Fig. 11. Teil einer korrodierten Eiweißdrüse. 480 : 1.

Fig. 12. Querschnitt durch das Receptaculum seminis. 260 : 1.
Rm Ringmuskulatur.

Fig. 13. Abgelegtes Ei. 28 : 1. *E* Embryo. *Rl* Randleiste.

Fig. 14. Spermatozoon. 2800 : 1.

Fig. 15. Schnitt durch Niere und Herz. (Aus 3 hintereinander liegenden Schnitten kombiniert.) 130 : 1. *Uk* Urinkammer. *S.Ne* secretorisches Nierenepithel. *Nr* Nierenvene. *Kv* Kiemenvene. *A* Vorkammer. *V* Kammer. *Pk* Pericard. *Bst* Bindegewebsstroma. *Pl* Plasmazellen.

Fig. 16. Schnitt durch das Osphradium. 230 : 1. *A.Me* äußeres Mantelepithel. *Flz* Flimmerzellen. *Sz* Sinneszellen. *Pi* Pigment. *Og* Osphradialganglion. *Zz* Zentralzelle.

Fig. 17. Querschnitt durch einen Lappen der Mitteldarmdrüse. 270 : 1. *Kz* Körnerzellen. *Fz* Fermentzellen. *Fkl* Fermentklumpen.

Fig. 18. Längsschnitt durch den Kopf der Radulapapille. 270 : 1. *O.Zy* Oberes Cylinderepithel. *Od* Odontoplasten. *Bm* Basalmembran. *U.Ke* Unteres kubisches Epithel.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Zur Kenntniss der Innervierung und der Sinnesorgane der Flügel von Insecten.

Von

Elisabeth Erhardt aus Schwaigern (Württemberg).

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Tübingen.)

Mit Tafel 17–18 und 12 Abbildungen im Text.

Historische Einleitung.

Im Jahre 1857 entdeckte JOHN BRAXTON HICKS auf dem Schwinger der Dipteren eigenartige porifere Bildungen, deren Zusammenhang mit Nervenendigungen er nachwies. Er beschreibt die aufgefundenen Organe folgendermaßen: „Each of these structures consists of very thin and sphaerical projections from the cuticular surface, so as to allow a free communication with the interior, the organs are arranged in rows or in variously shaped groups. The nerve in its whole course gives off in its passage by the vesicles numerous branches which can be traced into their bases.“

Das Vorhandensein dieser Organe auf dem Schwinger der Dipteren, dem stark modifizierten Hinterflügel, veranlaßte HICKS zunächst auch die Vorderflügel dieser Insectenordnung zu untersuchen, und auch hier fanden sich ähnliche, von HICKS ganz richtig als Sinnesorgane gedeutete Bildungen. Er wies darauf ähnliche Vorkommnisse auch auf Flügeln anderer Insecten nach. Am besten entwickelt fand er die betreffenden Organe bei Dipteren und Coleopteren, in

geringer Zahl vorkommend bei Lepidopteren und Neuropteren. Bei Orthopteren gelang ihm der Nachweis nicht.

Wenige Jahre nach dem Erscheinen der Untersuchungen von HICKS widmete FR. LEYDIG (1860) gelegentlich seiner Arbeiten über die Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insecten auch den Sinnesorganen an den Insectenflügeln seine Aufmerksamkeit. Er fand die von HICKS entdeckten Organe auf den Vorder- und Hinterflügeln (bzw. Halteren) bei Coleopteren, Dipteren, bei einigen Hymenopteren, ferner bei *Aeschna grandis*, *Hemerobius* (Neuropter), *Nepa cinerea* und stellt deren Innervierung sicher. Außerdem fand LEYDIG als erster in den Schwingern der Dipteren und in den Flügeln einiger Coleopteren Chordotonalorgane, Organe mit Stiftkörpern, wie sie in ähnlicher Ausbildung von den Tympanalorganen an Orthopteren schon bekannt waren. Da LEYDIG aber nur an Zupfpräparaten untersuchte, vermochte er nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob die stifteführenden mit den Cuticularbildungen (Poren, Kuppeln usw.) in Verbindung stehen oder wie sie sonst endigen.

Später befaßte sich V. GRABER im Anschluß an seine Arbeiten über Bau und Verbreitung der Chordotonalorgane im Insectenkörper (1882) wieder mit den Sinnesorganen der Insectenflügel. Er bestätigte und erweiterte in manchen Punkten die von HICKS und LEYDIG gemachten Beobachtungen, jedoch vermochte auch er mangels guter Methoden die Endigung der Stifte nicht sicher zu ermitteln. Seine Annahme, daß sie mit den Cuticularpapillen in Verbindung stehen, hat sich als irrig erwiesen.

A. B. LEE stellte nämlich mit Hilfe der Methoden der moderneren Technik zunächst für den Dipterenschwinger fest (1885), daß die in diesem vorkommenden Stifte führenden Chordotonalorgane mit den Porenfeldern in keinerlei Zusammenhang stehen, daß vielmehr einige wenige Chordotonalorgane gesondert neben der großen Zahl von Sinnespapillen, die von je einer Sinneszelle versorgt werden, bestehen.

Im Jahre 1891 erschien dann die gründliche und gedankenreiche Monographie E. WEINLAND's „Über die Schwinger der Dipteren“, in welcher die denselben eigentümlichen mit cuticularen Bildungen versehenen Sinnesorgane eine ausführliche morphologische und spekulativ-physiologische Untersuchung erfahren. Die im Schwinger vorkommenden Chordotonalorgane erkannte WEINLAND als besondere Bildungen, beschreibt jedoch nur ihre Lage, nicht ihren feineren Bau genauer.

Nachdem die Arbeiten auf dem in Rede stehenden Gebiet längere Zeit geruht hatten, sind in neuerer Zeit die Sinnesorgane auf dem

Schmetterlingsflügel mehrfach untersucht worden, so von H. GUENTHER, H. H. FREILING und in neuester Zeit ausführlicher von R. VOGEL. VOGEL'S Untersuchungen ergaben einen großen Reichtum der Schmetterlingsflügel an Sinneskuppeln, Sinneshärcchen und Sinnesschuppen, außerdem zeigten sie auch das Vorhandensein von Chordotonalorganen, zu welchen sich in einer Gruppe (Satyriden) akustische Hilfsapparate gesellen. Im Anschluß an die VOGEL'schen Arbeiten schlug mir Herr Prof. Dr. BLOCHMANN vor, mit den neueren Hilfsmitteln auch bei anderen Insectenordnungen die Innervierung der Flügel und die auf denselben zu erwartenden Sinnesorgane zu untersuchen.

Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN danke ich auch an dieser Stelle wärmstens für das freundliche Interesse und den wertvollen Rat, mit welchem er meine Untersuchung begleitet hat. Ebenso danke ich Herrn Dr. VOGEL, der die Güte hatte, die unmittelbare Leitung dieser Arbeit zu übernehmen.

Material und Methoden.

Als Untersuchungsobjekte dienten mir:

für Pseudoneuroptera: *Agrion puella*, *Aeschna cyanea*, *Calopteryx virgo*, *Libellula quadrimaculata* und *Lestes viridis*;

für Neuroptera: *Chrysopa vulgaris* und *Chrysopa perla* L., von welcher ersterer mir den ganzen Winter hindurch lebendes Material zur Verfügung stand, ferner *Osmylus chrysops* und *Ascalaphus*;

für Orthoptera: a) Acridioidea: *Pachytylus nigroasciatus*, *Psophus stridulus* L., *Meconema varium* und *Orphanica denticauda*; b) Locustodea: *Locusta cantans* FÜSSL., *Phaneroptera falcata*;

für Hymenoptera: *Vespa rufa* und *Vespa pilosella*;

für Diptera: *Eristalis florens*, *Tabanus bovinus* L., *Tipula gigantea*;

für Rhynchota: *Pentatoma rufipes*.

Zur Fixierung wurde ZENCKER'sche Flüssigkeit oder Sublimatalkohol verwendet, zur Einbettung hartes Paraffin (Schmelzpunkt 56°). Bei einigen Objekten wandte ich kombinierte Einbettung in Celloidinparaffin an. Unter den Schwierigkeiten, welche das Chitin des ausgebildeten Insectenkörpers beim Schneiden, beim Aufkleben der Schnitte und Färben bereitet, hatte ich besonders anfangs stark zu leiden. Ich fand, daß sich die Objekte um so besser schneiden, je länger sie in Paraffin eingebettet waren. Auch machte mich Herr

Dr. MARTINI darauf aufmerksam, daß es sich empfiehlt, harte Objekte vor dem Einbetten 2—3 Tage in Zedernholzöl auf dem Thermostaten zu halten, wodurch sie bedeutend weicher und zur Verarbeitung geeigneter werden.

Was die Schnittfärbung betrifft, so wandte ich teils die gewöhnliche Doppelfärbung Eosin-Hämatoxylin an, teils reine Hämatoxylinfärbung. Zu dieser verwandte ich HANSEN'sches Hämatoxylin oder Eisenhämatoxylin. Letzteres erwies sich zur Untersuchung des feineren Baues der Chordotonalorgane als besonders vorteilhaft.

Um das Wegschwimmen der Schnitte zu verhindern, wurden dieselben mit einer $\frac{1}{2}\%$ igen Lösung von Photoxylin überzogen.

1. Pseudoneuroptera.

Da die Gattung *Agrion* am reichlichsten unter meinem in der Umgebung Tübingens gesammelten Material vertreten war, wählte ich deren häufigste Art, *Agrion puella*, zum genaueren Studium aus.

Bevor ich die Innervierung des Flügels und die auf denselben vorkommenden Sinnesorgane beschreibe, dürfte es vorteilhaft sein, den anatomischen Aufbau der Flügelbasis an der Hand einiger Querschnitte zu besprechen.

In der Flügelwurzel befindet sich ein einheitlicher Hohlraum, in welchen 1 Nervenstamm und 2 Tracheen eintreten (Fig. 4).¹⁾ Weiter distal ist derselbe durch Einfaltungen sowie durch von der Ober- und Unterseite einspringende Chitinleisten in einzelne Kammern geteilt, die ich als Vorder-, Mittel- und Hinterkammer bezeichne (*V. k.*, *M. k.*, *H. k.*, Fig. 1—3). Die Hohlräume der Vorder- und Mittelkammern sind durch zwei beweglich ineinander eingefügte Chitinteile getrennt (s. Fig. 1 *G*). Etwas weiter distal gehen die Lumina der beiden Kammern fortlaufend ineinander über (Fig. 2). Die Mittelkammer ist durch cylindrische Epithelzellen, die sich quer durch die ganze Kammer erstrecken, in zwei Abschnitte geteilt, einen oberen (Fig. 1 *M. k.*, ob. T.) und einen unteren (Fig. 1 *M. k.*, u. T.). Die Genese dieser Cylinderzellen ist folgende. Bekanntlich ist der Flügel ursprünglich eine blattförmige Hautausstülpung. Das Epithel derselben schließt nach innen ursprünglich überall mit einer Basalmembran ab. Wenn sich bei fortschreitender Entwicklung beide Lamellen der Flügelanlage aufeinander legen, verschmelzen die

1) Die Bezeichnung der Abkürzungen siehe unter Erklärung der Abbildungen am Schlusse dieser Arbeit.

Basalmembranen, später werden sie aufgelöst, und es bilden sich dann durch Verwachsung gegenüberliegender Epithelzellen die oben erwähnten langen cylinderförmigen, von einer Wand zur anderen reichenden Zellen. An einem Präparat, das offenbar einer frisch ausgeschlüpften Imago entstammte, waren die Basalmembranen noch deutlich zu sehen.

Die Hinterkammer hat mehrere Ausbuchtungen, zwei nach unten, eine nach oben und einen schmalen spitzen Ausläufer nach hinten. Die Wände der Kammern sind meist stark chitiniert. Dazwischen finden sich aber verschiedene Strecken, wo das Integument nur von einer dünnen, fein gefalteten Membran gebildet wird, die sich auch durch ihre Farblosigkeit deutlich von den gelb bis braun gefärbten stärker chitinierten Partien unterscheidet. Diese Differenzierung der Kammerwände in starre und nachgiebige, elastische Partien bezweckt vermutlich eine gewisse Beweglichkeit der einzelnen Abschnitte des Flügels gegeneinander; die Stellen, wo sich weiche Hautstrecken an starke Chitinzapfen ansetzen, dürften wie Gelenke wirken.

Distalwärts von dem eben betrachteten Querschnitt verjüngen sich die Kammern sehr rasch (Fig. 2). Der ganze Querschnitt erscheint in der Form eines lateinischen W auseinandergezogen. Bestimmte Abschnitte der Kammern runden sich zu Adern ab, andere verengern sich. Auf Fig. 3 sehen wir den Übergang der Flügelbasis in die Flügelfläche vollendet. Aus dem oberen Abschnitt der Vorderkammer ist die Vorderrand- oder Costalader hervorgegangen. Die Mittelkammer läuft in zwei Adern aus, und zwar wird ihr unterer Abschnitt zur Subcostalader, der obere zur Radialader ¹⁾.

Aus der hinteren unteren Ausbuchtung der Hinterkammer geht die Cubitalader und aus ihrem spitzen nach hinten und oben gerichteten Ausläufer die Anal- oder Hinterrandader hervor.

Bei der Untersuchung des *Agrion*-Flügels fiel mir zunächst der große Reichtum an Tracheen und blasenartigen Erweiterungen derselben auf. Da alle nervösen Endapparate, mit welchen wir uns nachher beschäftigen werden, in räumlichen und vielleicht auch in

1) Daraus erklären sich die Lagebeziehungen dieser beiden Adern, die auch auf der distalen Flügelspreite nicht in einer Ebene liegen. Die Subcostalader liegt bedeutend tiefer als die Radialader, sie ist, wie ADOLPH es bezeichnet, eine konkave, d. h. nach der Unterseite ausgebuchtete; in den Flügeln von *Chrysopa*, *Ascalaphus* u. a. liegt sie direkt unter der Radialader.

funktionellen Beziehungen zu Tracheen oder deren Umbildungen stehen, halte ich es für angezeigt, einen Überblick über die Anordnung und den Verlauf derselben zu geben.

Es treten zwei Tracheen in die Flügelwurzel ein, die ich mit *Tr. 1* und *Tr. 2* bezeichne. Der schwächere Stamm *Tr. 1* ist nahe dem Vorderrand, der stärkere *Tr. 2* am Hinterrand der Flügelwurzel gelegen. *Tr. 1* geht direkt zur Vorderkammer, erweitert sich hier und verläuft wieder verengert in der Costalader.

Tr. 2 erweitert sich in der Flügelbasis zu einer breiten flachen Tracheenblase, welche den größten Teil der Hinterkammer ausfüllt und sich nach vorn in den oberen Teil der Mittelkammer hinein erstreckt (Fig. 1 u. 4). Der feinere Bau der Tracheenblase erscheint bedeutend modifiziert gegenüber demjenigen der Tracheenstämme: die Matrix ist sehr dünn, die Spiralleisten sind wohl vorhanden, aber ganz schwach ausgebildet. Die ganze Wand ist nach innen in zahllose zottige Fältchen gelegt, welche natürlich eine bedeutende Ausdehnung der Blasenwand ermöglichen.

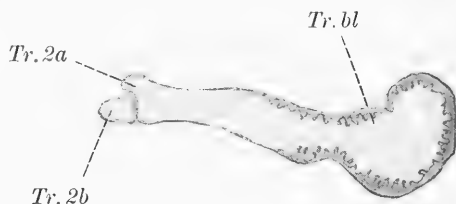


Fig. A.

Tracheenblase quer, aus einem Querschnitt durch die Flügelbasis von *Agrion puella*. Obj. 3, Okul. 3.

Tr. bl Tracheenblase. *Tr* Trachee.

Die Tracheenblase gibt mehrere Stämme ab und zwar drei an ihrem vorderen Abschnitt in der Weise, daß sich jedes Mal nahe der Vorderwand eine Einschnürung bildet (Textfig. A). Der vordeste der so abgeschnürten Tracheenäste ist *Tr. 2a* (Fig. 1, 2, 3 u. 4). Wir sehen ihn quergeschnitten im unteren Teil der Mittelkammer, aus welchem die Subcostalader hervorgeht.¹⁾ Etwas weiter

1) Auf Fig. 4 ist diese Trachee samt den sie begleitenden Nerven in einer Ebene mit den beiden anderen Tracheen der Mittelkammer dargestellt; in Wirklichkeit liegt sie aber viel tiefer infolge der oben angeführten Einknickungen. Diese Versenkung machte das Studium des Verlaufs von *Tr. 2* und *N. 2* zu einer äußerst langwierigen Arbeit, da beide natürlich auf Flachschnitten jedesmal am Rande der Einbuchtung ab-

distal schnürt sich eine größere Trachee von der Blase ab. Dieselbe teilt sich in zwei Stämme, *Tr. 2b* und *Tr. 2c*, welche die Mittelkammer, nahe ihrer oberen Wand, in einem nach vorn offenen Bogen durchziehen (s. Fig. 1, 2 u. Textfig. B). Beide Stämme erweitern sich auf eine Strecke hin, besonders *Tr. 2c* zeigt eine blasenartige Erweiterung, welche sich durch starke Einschnürung wieder verengert, um sich am distalen Ende der Kammer mit der gleichfalls bedeutend verengten *Tr. 2b* wieder zu vereinigen und in die Radialader einzutreten.

Eine ganz ähnliche Bildung, wie sie hier vorliegt, konstatierte GRABER für die Trachee, welche zu der Crista acustica der Locustiden in Beziehung tritt; auch v. ADELUNG und SCHWABE beschreiben dieselbe.

Endlich gibt die Tracheenblase einen kurzen, breiten Stamm, *Tr. 2d*, ab, welcher in die Auntere sbuchtung der Hinterkammer eintritt und hier blind endigt.

Innervierung.

Eine Übersicht über die Innervierung gibt Fig. 4. Der Nerv tritt als kräftiger Stamm in die Flügelbasis ein. Er gibt unmittelbar nach Eintritt in dieselbe steil nach oben und hinten einen Ast ab, *N4*, welcher die Sinneszellengruppe *E* innerviert. Etwas weiter distal sondert sich ein zweiter Nerv vom Hauptstamm, *N1*, welcher nach vorn zieht und gemeinsam mit *Tr. 1* in die Vorderkammer eintritt. Der Nerv gibt einen Teil seiner Fasern an die Sinneszellen von Gruppe *A* ab und verläuft weiterhin in der Costalader.

Der Hauptstamm verläuft zunächst etwa in der Mittellinie der Flügelbasis, unmittelbar vor seinem Eintritt in die Mittelkammer spaltet er *N2* ab, der, wie wir oben gesehen haben, in die Tiefe rückt, so daß er beinahe senkrecht unter *N3* zu liegen kommt. Er innerviert die Zellen der Sinnesgruben von Gruppe *B* an der Unterseite und tritt in die Subcostalader ein. Der Hauptstamm *N3* tritt nun in die Mittelkammer. Unmittelbar nach seinem Eintritt teilt er sich in zwei ungefähr gleich starke Stämme, *N3a* und *N3b*.

N3a durchzieht die Mittelkammer in leichtem Bogen (Textfig. B) anfangs auf, dann neben *Tr. 2b*. Er innerviert die sehr zahlreichen

geschnitten waren. Erst als ich gute Querschnitte erhielt, konnte ich diese Verhältnisse einwandfrei feststellen.

Sinneszellen des großen Porenfeldes *C* der Oberseite und tritt dann in die Radialader.

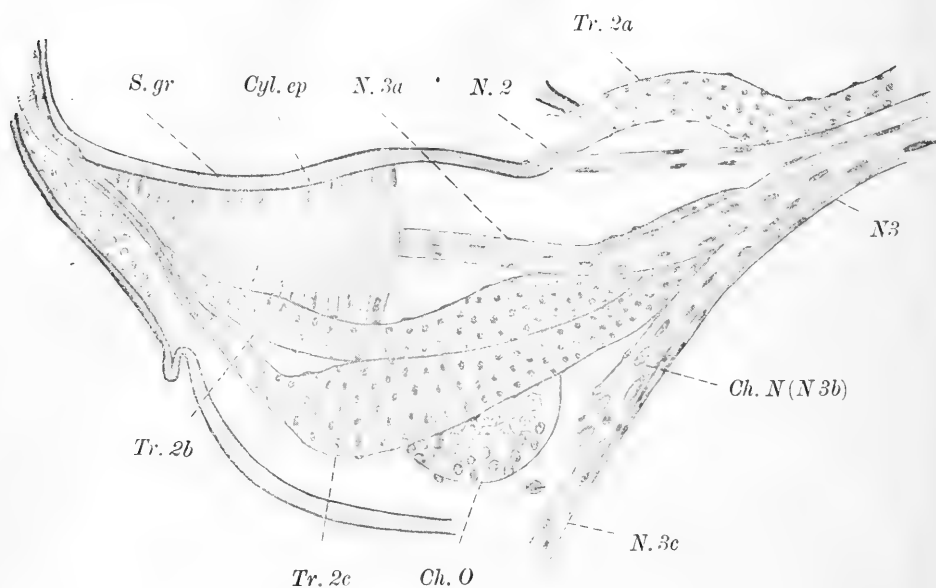


Fig. B.

Flachschnitt durch die Mittelkammer des linken Vorderflügels von *Agrion puella*. Tracheen und Nervenverzweigung. Obj. 6, Okul. 3.

Tr Trachee. *N* Nerv. *S. gr* Sinnesgruben. *Ch. N* Chordotonalnerv.
Cyl. ep Cylinderepithel. *Ch. O* Chordotonalorgan.

Der andere Ast *N3b* zieht eine ganz kurze Strecke distalwärts und gegen die Hinterkammer, spaltet sich dann und entsendet den kleineren Teil seiner Fasern, *N3d*, nach der Basis der Hinterkammer zur Sinneszellengruppe *D*. Der größere Teil der Nervenfasern innerviert das Chordotonalorgan.

Die Sinnesorgane.

Wir haben hier scharf zu unterscheiden zwischen zwei prinzipiell verschiedenen Typen von Sinnesorganen, nämlich den stiftführenden Chordotonalorganen einerseits und den in Verbindung mit Porenkanälen und oft äußerst kompliziert gebauten Chitinteilen auftretenden Nervenendapparaten andererseits. Letztere treten bekanntlich je nach der spezifischen Ausbildung der Chitinteile als Sinneshaare, Sinnesborsten, Sinneskegel, Sinneskuppeln, Sinnesgruben usw.

auf und sind hauptsächlich von den Antennen und Palpen vieler Insecten bekannt und auch zum Gegenstand physiologischer Experimente gemacht worden. Ich verweise auf die Arbeiten von HAUSER, FOREL, NAGEL, VOM RATH, RULAND und anderen Forschern.

Am Flügel von *Agrion* finden sich innervierte Haare und Borsten sowie Sinnesgruben. Diese sind in 5 Gruppen auf dem Flügel verteilt.

Betrachten wir ein gut aufgehelltes Totalpräparat eines Flügels von *Agrion* unter dem Mikroskop, so werden bei starker Vergrößerung nahe der Flügelwurzel auf der Oberseite zwei Gruppen von winzigen kreisrunden hellen Stellen, die Porenfelder GRABER's, sichtbar (Fig. 4). Die eine Gruppe, *Gr. A*, liegt an der Basis der Vorderadler, die andere Gruppe, *Gr. C*, an der Basis der Radialader.

Die Unterseite zeigt zwei Porenfeldchen, *Gr. B*, an der Basis der Subcostalader, *Gr. D*, an der Basis der Cubitalader.

Eine größere Gruppe, *Gr. E*, von Poren, Sinneshaaren und Borsten befindet sich endlich am gewölbten Hinterrand des Flügels. Das Integument des Vorderflügels trägt an dieser Stelle zahlreiche spitz kegelförmige Fortsätze, welche hohl zu sein scheinen, aber nicht innerviert sind.

Ich bemerke hier gleich, daß Vorder- und Hinterflügel bezüglich der Anordnung der Sinnesapparate und der Innervierung das gleiche Verhalten zeigen und daher eine gesonderte Besprechung des Hinterflügels sich erübrigt.

Die Anzahl der Sinnesgruben ist sehr verschieden groß in den einzelnen Gruppen. Ein genaues Zählen der Poren ist nicht möglich. Da nämlich die Poren meistens an gewölbten Partien der Oberfläche liegen, ist am Totalpräparat natürlich nur eine beschränkte Anzahl derselben sichtbar und zählbar. Außerdem sind die Porenkanäle vielfach verstopft durch Schmutz, der sich auf dem Flügel abgelagert hat, auch wird die Durchsichtigkeit stark beeinträchtigt durch Pigment, das die Hypodermiszellen reichlich führen.

Die Gruppe *C* ist bei weitem die größte, hier konnte ich bei einem günstigen Präparat allein auf der Oberfläche 60 Porenkanäle zählen. Gruppe *A* ist langgestreckt und schmal, die Zahl der Gruben ca. 40.

In den Gruppen der Unterseite zählte ich bei *B* 25 Gruben; Gruppe *D* besteht aus einer Anzahl von Sinneshaaren und wenigen Gruben. Ein besonderes Prinzip in der Anordnung der Porenkanäle

scheint nicht zu bestehen. Sie liegen in mehreren unregelmäßigen Reihen nebeneinander. Bei einigen Objekten ist die ganze Fläche des Porenfeldes von dem umgebenden braunen Chitin durch hellere Färbung unterschieden.

Betrachten wir nun den feineren Bau eines der Elemente, aus welchen sich die Gruppen zusammensetzen.

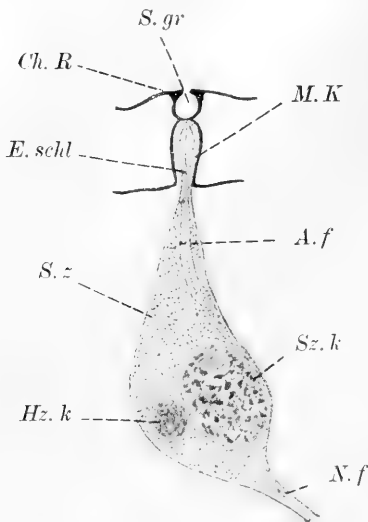


Fig. C.

Sinnesgrube mit Sinneszellen von *Agrion puella*. Obj. 6, Okul. 3.

E. schl Endschlauch. *A. f* Achsenfaden.

Hg. k Hüllzellkern. *N. f* Nervenfasern.

M. K Membranalkanal.

Textfig. C zeigt uns eine Sinnesgrube im Achsenschnitt. Der Bau der Chitinteile ist sehr einfach. In der Umgebung der Grube wölbt sich die Cuticula sanft empor. Dieselbe scheint hier einen Ring von besonders starkem Chitin zu bilden, worauf die dunkle Färbung schließen läßt. Die Grube erweitert sich etwas nach innen (s. Textfig. C) und erscheint auf dem Längsschnitt beinahe kreisförmig. Dieser Einsenkung von außen entspricht ein etwa zweimal so tiefer Kanal „Membranalkanal“ der Autoren von innen. Beide sind nur durch eine äußerst feine zarte Membran getrennt. Eine Perforation dieser Membran kommt nicht vor.

In diesen Kanal tritt, wie Textfig. C zeigt, das distale Ende einer Sinneszelle. Die Sinneszelle ist langgestreckt, spindelförmig.

Der Kern ist 9–12 μ groß, bläschenförmig, im Querschnitt kreisrund, im Längsschnitt elliptisch; er hat einen deutlich erkennbaren Nucleolus und spärliches Chromatin. Der distale Teil der Sinneszellen verengt sich schlauchförmig, wird nach Eintritt in den Membranalkanal wieder etwas breiter und setzt sich schließlich als feine Spitze an die den Kanal nach außen abschließende Membran an. Stiftartige Bildungen wie in den Chordotonalorganen kommen nicht vor, leistenartige Wandverdickungen finden sich in der Spitze, deren Konturen immer verdickt sind. Einen Achsenfaden konnte ich in einigen dieser Sinneszellen beobachten, derselbe verlor sich aber im Plasma in der Nähe des Kerns.

Proximalwärts spitzt sich die Sinneszelle zu und geht in eine Nervenfaser über — wir haben hier also eine typische primäre Sinneszelle. Die einzelnen Fasern vereinigen sich zum Nervenstamm (s. Fig. 6).

Zu jeder Sinneszelle gehören vermutlich zwei Hüll- oder Stützzellen. Die Hüllzellen scheinen der Sinneszelle sehr dicht anzuliegen, ihre Konturen konnte ich mit Sicherheit nicht vollständig bestimmen.

Die Sinneszellen liegen dicht gedrängt in Gruppen beieinander. Am besten läßt sich ihre Gruppierung wie auch ihre Lagebeziehung zur Trachee an Gruppe *C* studieren, die wir auf Fig. 6 im Quer- und auf Fig. 7 im Längsschnitt sehen.

Proximalwärts reichen die Sinneszellen bis zu der Stelle, wo sich der Nerv 3 in *N3a* und *N3b* gabelt, distalwärts bis zum Übergang der Kammer in die Radialader. Fig. 6 stellt einen Querschnitt durch die am weitesten proximal gelegene Partie der Gruppe *C* dar. Wir sehen hier deutlich die innige Anlagerung der Sinneszellen an die Trachee, und zwar liegen sie hier an dem vorderen Abschnitt der Tracheenblase. Distalwärts lagern die Sinneszellen zunächst auf der Doppeltrachee, dann auf *Tr. 2b*. Fig. 7 zeigt einen Flachschnitt durch die Mittelkammer in der Höhe der Sinneszellen. Dieser Schnitt liegt über dem auf Textfig. B dargestellten. Wir sehen von *Tr. 2c* noch die reich pigmentierte Matrix, der Verlauf von *Tr. 2b* ist nur noch durch Spuren von Pigment (im distalen Abschnitt zwischen Sinneszellen und der ebenfalls stark pigmentierten Hypodermis) angedeutet. Die Sinneszellengruppe ist basal durch eine feine Membran begrenzt; wo dieselbe der Trachee anliegt, wächst sie mit dieser.

In der Mittelkammer haben wir also von oben nach unten folgende Lagebeziehungen: unter dem poriferen Integument lagern die Sinneszellen auf der Trachee *Tr. 2b*, diese ihrerseits liegt wie *Tr. 2c* auf den oben erwähnten Cylinderzellen.

Lagebeziehungen zu Tracheen beobachten wir bei allen Sinneszellengruppen des Flügels, besonders deutlich bei Gruppe *C*, deren Sinneszellen der Tracheenblase anliegen.

In der Gruppe *D* der Unterseite haben wir neben den Sinnesgruben auch beweglich eingelenkte innervierte Haare. Der zu denselben gehörige Zellapparat unterscheidet sich nicht von demjenigen der Sinnesgruben.

Innervierte Borsten befinden sich in Gruppe *E* neben

Sinneshaaren und Sinnesgruben. In Gruppe A der Oberseite sah ich bei einem Objekt mehrere kurze, sehr spitze innervierte Borsten.

Das Chordotonalorgan.

Die Erforschung dieses Organs war mit großen Schwierigkeiten verbunden. Aus zahlreichen, nach allen Richtungen durch die Flügelbasis geführten Schnitten gelang es mir lange Zeit nicht, eine richtige Anschauung von Bau und Lage desselben zu gewinnen. Endlich erhielt ich einen schräg geführten Flachschnitt sowie einen schrägen Querschnitt, auf welchen wenigstens die Anordnung und Lage der einzelnen Abschnitte klar zu erkennen war. Das Organ in seiner ganzen Ausdehnung auf einen Schnitt zu bekommen, ist überhaupt nicht möglich, da dasselbe durchaus nicht in einer und derselben Ebene verläuft, sondern mehrere Krümmungen aufweist. Außerdem erscheint das ganze Faserbündel unterhalb der Sinneszellen etwas um seine Längsachse gedreht. Auf Fig. 5 ist das Chordotonalorgan aus mehreren aufeinander folgenden Schnitten kombiniert und in eine Ebene projiziert. Die proximale Anheftestelle des Chordotonalorgans liegt am Dach der Mittelkammer, von hier aus erstreckt es sich distalwärts und in die Hinterkammer, an deren Boden die untere Anheftestelle liegt. Durch diese Lagerung erhält das Organ die bedeutendste Längenausdehnung, die in dem verfügbaren Raum überhaupt erreichbar ist.

In seinem oberen Teil ist das Chordotonalorgan eingebettet in den sich nach vorn erstreckenden Teil der großen Tracheenblase. Von derselben spaltet sich an dieser Stelle die oben erwähnte Doppeltrachee ab, deren hinterem Stamm der die Stiftkörper enthaltende Abschnitt der Sinneszellen anliegt. Gegen hinten folgen die Tracheenblase und Trachee 26, so daß das Organ vollständig von luftführenden Hohlräumen umgeben ist¹⁾. Betrachten wir nun den histologischen Aufbau des Chordotonalorgans etwas genauer.

Distalwärts von der Abspaltung des Chordotonalnerven sind dessen Fasern aufgelockert und gehen in die zu kompakten Bündel vereinigten Sinneszellen über. Zwischen diese dringen feine Fasern

1) Als auffallend muß hervorgehoben werden, daß an dem Stück der Tracheenblase, auf welchem das Chordotonalorgan lagert, die Blasenwand stark verdickt ist durch eine homogene Substanz, welche von der Tracheenmatrix ausgeschieden zu sein scheint. Da das Organ in diese Substanz eingelagert ist, dient sie vielleicht dazu, seitliche Verschiebungen desselben zu verhindern.

ein, welche von den Hypodermiszellen des Daches der Mittelkammer ausstrahlen und auf diese Weise die Festheftung des Organs vermitteln.

Die Sinneszellen sind leicht kenntlich an ihrer spindelförmigen Gestalt und an den großen chromatinarmen Kernen (s. Fig. 5 S. z). In kurzem Abstand folgt auf die Lage der Sinneszellen eine zweite Lage von Zellkernen, nämlich die Kerne der Hüllzellen (H. z). Diese färben sich intensiv, sind rundlich und mittelgroß. Distalwärts folgen nun die die Stifte enthaltenden Abschnitte der Sinneszellen.

Für die Stifte bei *Agrion* ist charakteristisch, daß sie distal nicht wie die meisten der bisher untersuchten Objekte mit einem Endköpfchen (nach SCHWABE) abschließen, sondern in eine Spitze auslaufen. Der breiteste Teil des Stiftes liegt etwas proximal von dieser Spitze (s. Fig. 5).

Die Länge des Stiftes beträgt $12\ \mu$, der Durchmesser ca. $3\ \mu$. Auf Querschnitten sieht man von der inneren Stiftchenwand 10 feine Leisten in das Lumen vorspringen. Auch ein Achsenfaden in der Mitte des im Querschnitt kreisrunden Gebildes ist zu erkennen. Die Zahl der Stifte beträgt 16.

Distalwärts von den Stiften sehen wir eine Schicht langgestreckter ziemlich heller Zellkerne; diese dürften den Kappenzellkernen SCHWABE's entsprechen. Doch muß ich bemerken, daß es mir bei dem Chordotonalorgan von *Agrion* nicht möglich war, festzustellen, ob die Sinneszellen innerhalb einer Kappenzelle endigen oder ob sie sich selbst bis zur Cuticula fortsetzen.

Der letzte Abschnitt des Organs läuft in ein Bündel langer dünner Fasern aus. Diese heften sich auf einer tympanumartig differenzierten Fläche des Integuments der Unterseite fest. Diese Fläche besteht aus einer dünnen, farblosen Membran, die in zahlreiche feine Fältchen gelegt ist (Fig. 5 T). An der Anheftungsstelle selbst ist in die Fältchenhaut ein glashelles, ovales Schildchen eingelassen, das von einem etwas dickeren und dunkler gefärbten Chitiring umgeben ist. Ein Kreis sehr kleiner Zellkerne umgibt das Schildchen, höchst wahrscheinlich Kerne von Hypodermiszellen, welche die Anheftung der Endfasern vermitteln.

Anm. Anhangsweise möchte ich hier noch das Vorkommen eines paarigen Chordotonalorganes am 1. Abdominalsegment von *Agrion* mitteilen, das ich auf meinen Schnittserien fand. Das Organ stimmt in Lage, in Zahl und Anordnung der 4 Sinnesschläuche, auch bezüglich seiner Einlagerung in eine große Tracheenblase mit dem

kürzlich von v. KENNEL beschriebenen bei Zünslern und Spannern zu beiden Seiten des 1. Abdominalsegments gelegenen Tympanalorgan überein. Wahrscheinlich finden sich ähnliche Organe an gleicher Stelle auch bei anderen Insecten vor; bei Acridiern befindet sich an gleicher Stelle das bekannte hochdifferenzierte Tympanalorgan.

Nachdem die Innervierung und die Sinnesorgane bei einer Gattung genau untersucht waren, galt es festzustellen, wieweit die bei *Agrion* gefundenen Resultate für andere Gattungen der Libellulidae gelten. Bei der Betrachtung von Totalpräparaten zeigte sich sofort, daß die 5 Gruppen von Sinnesgruben durchaus übereinstimmend vorkommen bei *Aeschna*, *Calopteryx*, *Lestes* und *Libellula*. Daß auch die Innervierung mit der von *Agrion* übereinstimmt, lehrten die Schnitte, ebenso daß sich in den Flügeln dieser sämtlichen Gattungen je ein Chordotonalorgan findet.

Auch der architektonische Aufbau der Flügelbasis zeigt überall dasselbe Schema.

Bei der Untersuchung der feineren anatomischen und histologischen Verhältnisse aber zeigte sich eine geradezu erstaunliche Mannigfaltigkeit. Die Sinnesgruben sind bei *Calopteryx* große ovale Vertiefungen, die am Grund eine schmale, längs gerichtete Spalte haben. Bei *Libellula* sind es runde, sehr kleine und daher äußerst schwer aufzufindende Löcher. Bei *Aeschna* ist der obere Rand der Grube rundlich, vertieft sich aber zu einer schmalen, engen Spalte (s. Fig. 8). Bei *Lestes* sind die Sinnesgruben wie bei *Agrion* gebildet.

Konstant ist die Größe der einzelnen Sinneszellengruppen; die an Sinnesgruben reichste ist überall Gruppe C der Oberseite. Auf der Oberfläche zeigt die Cuticula vielfach merkwürdige Chitinstrukturen, so z. B. bei *Aeschna*. Bei dieser Gattung weichen die histologischen Verhältnisse besonders stark von den bei *Agrion* gefundenen ab (s. Fig. 8). Die Hypodermiszellen sind durchweg faserförmig, lang und schmal, die dazwischen eingeschalteten Sinneszellen auffallend groß. Die Basalmembran der Hypodermiszellen ist mit den Tracheen entweder direkt verwachsen oder durch feine Plasma-
brücken verbunden. Die Tracheen sind hier alle zu teilweise sehr mächtigen Blasen erweitert.

Ein eigentümliches Vorkommen habe ich noch zu erwähnen: die Costalader von *Aeschna* zeigt sowohl am freien als am inneren Rand je eine Reihe von Chitinverstärkungen in Form von Doppelzapfen. Neben jedem dieser Zapfen steht ein winziges, glashelles Härchen (s. Textfig. D). Die Härchen sind alle proximalwärts um-

gebogen, die am inneren Rand besonders stark. Unterhalb jedes Härchens ist ein langer, feiner, heller Kanal zu verfolgen. Die Lage des Nerven zeigt die etwas schematisierte Textfig. D. Es scheint in hohem Grade wahrscheinlich, daß wir es hier mit Sinneshäarchen zu tun haben. Leider war es mir aber bis jetzt nicht möglich, eine Innervierung derselben nachzuweisen, und ich muß mir die weitere Untersuchung dieser merkwürdigen Bildungen für später vorbehalten.



Fig. D.

Aeschna cyanea. Stückchen von der Vorderrandader des Vorderflügels.

Obj. 3, Okul. 3.

A außen. I innen.



2. Neuroptera.

Innervierung.

Es sei zunächst mit Hilfe des Übersichtsbildes Fig. 9 die Innervierung des Vorderflügels von *Chrysopa* dargelegt.

Auch hier befindet sich in der Flügelwurzel ein kleiner Hohlraum, in welchem sich der Nerv in 4 Äste teilt. Dieselben sind wie bei *Agrion* von vorn nach hinten mit *N1—4* bezeichnet. *N1* nähert sich dem Vorderrand, läuft demselben eine ganz kurze Strecke parallel und innerviert ein großes Chordotonalorgan, das in einer erkerartig vorspringenden Ausbuchtung des Vorderrands liegt (Fig. 9, 10, 11, 12 u. 14). Vor Eintritt in die Sinneszellen des Chordotonalorgans gibt *N1* ein kleines Ästchen (*N1b*) ab, das unter das Chordotonalorgan tritt und die zahlreichen Sinneshaare der Ausbuchtung innerviert.

Nerv 2 und Nerv 3, die stärksten der 4 Äste, innervieren die Subcostal- bzw. Radialader (Fig. 9). Diese beiden Adern entstehen aus einer basalen Kammer, die sich sehr bald durch von oben und unten hereinspringende Chitinleisten in zwei Hohlräume teilt, deren Lagebeziehungen ähnlich sind wie bei den homologen Bildungen von *Agrion*. Die Subcostalader biegt nach unten aus, die Radialader nach oben (Fig. 13).

N3 gibt analwärts einen Ast ab, *N3a* (Fig. 9 u. 13), welcher in den Radius 1 geht. Diese Ader entsteht als Seitenzweig der Radialader, verläuft zunächst sehr nahe bei derselben als unbedeutende Ausbuchtung zwischen Ober- und Unterseite, erst etwas weiter distal entfernt sie sich von ihrer Stammader und wird zur kräftig nach unten ausgebuchteten Ader.

Nachdem sich die Radialader deutlich abgesondert hat, spaltet *N3* einen zweiten Ast ab, *N3b*. Dieser endet an 2 Chordotonalorganen, wie aus Fig. 9 ersichtlich. Unmittelbar proximal von diesen Chordotonalorganen erweitert sich die Radialader sehr bedeutend. *N3* samt Trachee 3 liegen dann weiterhin in einer von dem übrigen Hohlraum der Ader gesonderten Röhre, die sich dadurch gebildet hat, daß eine Chitinplatte quer durch die Ader zieht. Noch weiter distal gibt *N3* an Radius 2 ein Ästchen ab, *N3c*.

N4 schließlich wendet sich analwärts und innerviert die beiden Äste der Cubitalader.

Nach Darlegung der Innervierung sei noch das Wichtigste über die Tracheenversorgung des Flügels gesagt.

Es tritt nur eine Trachee an die Flügelbasis heran. Dieselbe erfährt eine Erweiterung auf ungefähr das Dreifache ihres ursprünglichen Lumens. Sie erscheint nun im Querschnitt als breite und flache Ellipse, deren große Achse der Querachse des Flügels parallel liegt. Es spaltet sich zuerst vorn eine Trachee von der Blase ab, die zum Chordotonalorgan am basalen Vorderrand des Flügels tritt. Vom hinteren Abschnitt der Blase schnürt sich eine zweite Trachee ab, welche *N4* in die Cubitalader begleitet. Schließlich teilt sich der Rest in zwei Tracheenstämme, von welchen je einer in die Subcostal- und in die Radialader tritt.

Vorderrand- und Hinterrandader enthalten bei *Chrysopa* weder Nerv noch Trachee.

Die Sinnesorgane.

Während wir bei Libelluliden nur ein Chordotonalorgan an der Flügelbasis fanden und eine reiche Ausbildung der Sinnesgruben, befinden sich im Vorderflügel von *Chrysopa* nicht weniger als 7 Chordotonalorgane. Fig. 12 zeigt eine Totalansicht des Vorderflügels von *Chrysopa*, auf welcher die Lage der Chordotonalorgane und der Sinneskuppeln angedeutet ist.

Die mit Membranalkanälen versehenen Sinnesapparate finden sich hier nur in zwei Gruppen, je einer an der Ober- und Unterseite des

Flügels. Die Chitintteile treten hier nicht als einfache Gruben, sondern als kompliziert gebaute, kuppelförmige Bildungen auf. Ich gebrauche daher für dieselben die von GÜNTHER, FREILING und VOGEL für die ähnlich gebauten Vorkommnisse bei Schmetterlingen gewählte Bezeichnung Sinneskuppeln. Die Radialader hat an ihrer Oberseite eine große Anzahl dieser Sinneskuppeln, Gruppe A. Die Gruppe der Unterseite gehört der Subcostalader an. Außer den Sinneskuppeln finden sich noch innervierte Haare auf sämtlichen Nerven führenden Adern in großer Anzahl.

Die Chordotonalorgane.

Eine besonders reiche Entfaltung haben bei Neuropteren die Chordotonalorgane gewonnen. Wir haben zunächst an der Basis des Vorderflügels das oben erwähnte große Chordotonalorgan, das durch die hohe Zahl seiner Sinnesschläuche und durch seine Lage auffällt. Der erkerartige Vorsprung, in welchem es liegt, entspricht wohl dem Acroptero BERLESE's.

Die Wände dieses Vorsprungs sind mit außerordentlich starker, fester Chitinschicht versehen. Der Vorsprung steht oben in offener Verbindung mit der basalen Kammer (Fig. 10), während er sich nach unten zu einer vollständig abgeschlossenen Kapsel vertieft (Fig. 11).

Gegen unten und vorn geht die Cuticula in eine dünne Chitinhaut über, an der sich die distale Anheftungsstelle der Sinnesschläuche befindet. Da die Sinneszellen andererseits proximal am oberen Rand der Kapsel liegen, entspricht auch hier die Längsrichtung des Organs der längsten Achse des Raumes.

Was nun die Anordnung der Sinnesschläuche betrifft, so liegen dieselben fächerartig nebeneinander, aber in mehreren Lagen. Da der Flachschnitt durch die Kapsel ungefähr einem Halbkreis entspricht (Fig. 11), die innere Wand dem Durchmesser, sind die dem Durchmesser zunächst liegenden und parallel laufenden Schläuche die längsten; nach außen stuft sich die Länge der Schläuche graduell ab.

Das Organ ist aus ca. 40 Sinnesschläuchen zusammengesetzt. Diese sind proximal mit der Hypodermis, der sie dicht anliegen, direkt verwachsen. Der Nerv tritt, ebenfalls dicht an der Hypodermis hinziehend, an die Sinneszellen heran und fasert sich auf. Die Sinneszellen ziehen sich proximalwärts spindelförmig aus und biegen zugleich etwas um, so daß die Nervenfasern im rechten

Winkel aus den Sinneszellen austreten (Fig. 10). Distalwärts verschmälern sich die Sinnesschläuche allmählich, um schließlich in Fasern auszulaufen.

In ihrem allgemeinen Aufbau entsprechen die Sinnesschläuche dem Typus, wie ihn v. ADELUNG und besonders SCHWABE für diese Gebilde festgestellt haben.

Jeder Sinnesschlauch besteht aus Sinneszelle mit Stiftkörper und 2 Hüllzellen, von welchen die distal gelegene von SCHWABE Kappenzelle genannt wird. Die Kerne dieser Zellen bilden 3 in jedem Chordotonalorgan in gleicher Weise angeordnete Schichten. Die Sinneszelle setzt sich bei unserem Organ bis zur distalen Anheftungsstelle innerhalb ihrer Hüllzellen fort.

Auf der etwas schematisierten Textfig. E ist ein einzelner Sinnesschlauch dargestellt.

Die Sinneszelle hat einen auffallend großen ($15\ \mu$ langen) länglich ovalen Kern, mit spärlichem, gleichmäßig verteiltem Chromatin. Das Zellplasma ist feinkörnig. In einer einzigen Sinneszelle war ein Achsenfaden zu verfolgen, welcher sich oberhalb des Kerns in zwei Fasern spaltete, die sich unterhalb desselben wieder vereinigten. Distal vom Kern wird die Sinneszelle schmal und tritt in die Hüllzelle ein. Innerhalb dieser folgt nun der den Stift führende Abschnitt der Sinneszelle, der Stiftkörper.

Die Stifte färben sich am besten durch Eisenhämatoxylin. Sie sind zylindrisch geformt, $12\ \mu$ lang, im Querschnitt kreisrund. Die innere Wand hat wie bei *Agrion* 10 feine ins Lumen einspringende Rippen, wie sie auch v. ADELUNG und SCHWABE bei den Stiften der Orthopteren gefunden haben. Distal endet der Stift mit einem Endköpfchen. Dieses ist oben etwas eingebuchtet, unten abgerundet. Einen Kanal im Köpfchen (Kopfkanal der Autoren) konnte ich nicht sicher feststellen, doch sah ich vielfach bei tiefer Einstellung einen hellen Streifen im Innern (s. Textfig. E).

Was das färberische Verhalten der einzelnen Teile des Stiftkörpers betrifft, so kann ich hierin voll und ganz die Befunde VOGEL's bestätigen: die äußere Wand bleibt blaß, während sie nach innen samt ihren Rippen eine Färbung annimmt, wie sie die innersten Lagen der Cuticula und die tiefer gelegenen Chitinteile der Sinneskuppeln zeigen.

Der Achsenfaden ist innerhalb des Stiftkörpers meist scharf zu unterscheiden; er ist hier etwas verdickt und endet im Stiftköpfchen. Ich glaube nicht, daß die Sinneszelle mit dem Stiftkörper endet,

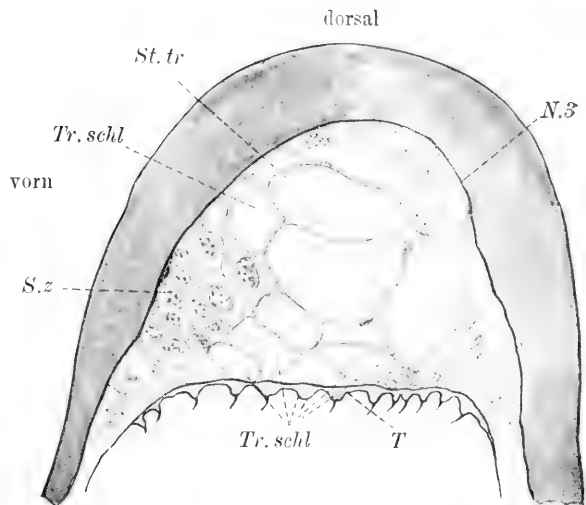
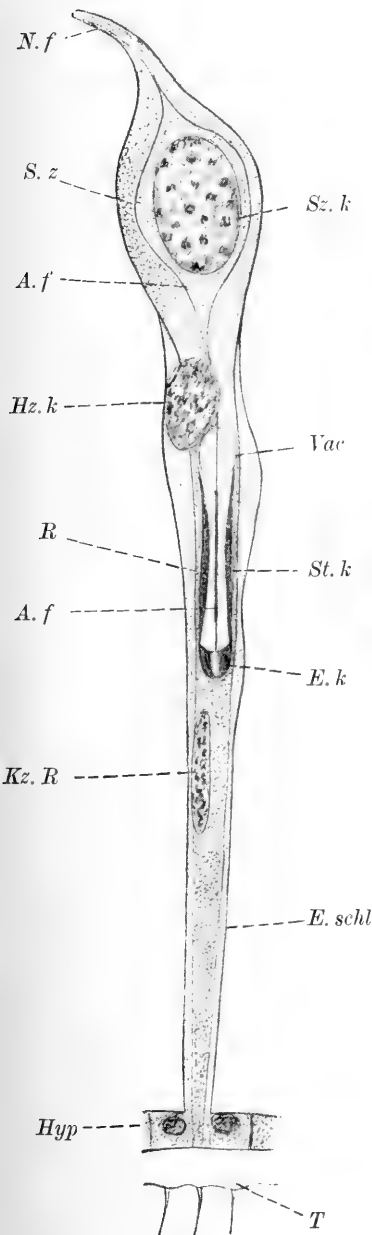


Fig. F.

Querschnitt durch den Vorderflügel von *Chrysopa vulgaris* nahe der Basis.

Radialader mit den Sinneszellen des 2. Chordotonalorgans dieser Ader und zahlreichen Tracheenschläuchen.

St. tr Stammtrachee. *Tr. schl* Tracheenschläuche.
S. z Sinneszellen.

Fig. E.

Einzelner Sinnesschlauch aus dem in Fig. 11 dargestellten Chordotonalorgan, etwas schematisiert. Stift ergänzt.

Imm. ZEISS Komp.-Okul. 12.

N. f Nervenfaser.

S. z Sinneszelle.

A. f Achsenfäden.

Sz. k Sinneszellkern.

Hz. k Hüllzellkern.

Vac Vacuole.

St. k Stiftkörper.

R Rippe.

E. k Endköpfchen.

E. schl Endschlauch.

Hyp Hypodermis.

T Tympanum.

vielmehr daß dieselbe sich distalwärts vom Stiftköpfchen als feiner Strang bis zur Anheftungsstelle innerhalb der Kappenzelle fortsetzt.

An einigen Sinnesschläuchen war unmittelbar proximal vom Stift eine Vacuole zu bemerken, indessen lange nicht so konstant, wie sie SCHWABE bei den Stiftskörpern der Orthopteren fand.

Die Reihe der Stiftkörper liegt zwischen den beiden Schichten der proximalen Hüllzellkerne einerseits und der distalen Kappenzellkerne andererseits. Jene sind kuglig, ziemlich groß und nehmen das Hämatoxylin intensiv auf. Die Kappenzellkerne dagegen haben längliche Form und färben sich schwächer. Eine Grenze zwischen Hüll- und Kappenzelle war trotz vielen Bemühens nicht nachzuweisen.

Distalwärts setzen sich die Endfasern, zwischen den Hypodermiszellen durchtretend, an die Cuticula an.

Eine (bindegewebige?) Membran mit zahlreichen kleinen Kernen umgibt das ganze Organ.

Die Chordotonalorgane der Adern.

Während das oben geschilderte Chordotonalorgan durch die verhältnismäßig klare Anordnung seiner Elemente der Untersuchung zugänglich war, bereiteten die übrigen große Schwierigkeiten.

Außer dem basalen Chordotonalorgan fand ich noch 6 solcher Organe und zwar je 2 in den der Basis zunächst gelegenen Teilen der 3 Adern, welche die Mitte des Flügels einnehmen, in der Radialader, dem Radius 1 und der Cubitalader. Die Lage derselben ist auf dem Übersichtsbild Fig. 9 angegeben: der Flügelwurzel zunächst liegen die beiden Chordotonalorgane des Radius, in beinahe gleicher Höhe diejenigen der Cubitalader 1, weiter distalwärts endlich die beiden Organe der Radialader.

Alle 6 Organe haben gemeinsam, daß ihre proximale Anheftung an der Cuticula der Oberseite, die distale an der Unterseite liegt. Das Integument der Unterseite ist in diesem ganzen Bezirk außerordentlich zart, tympanumartig. Die 3 Chordotonalorgane bergenden Adern sind nach unten durch eine feine Membran abgeschlossen, die von kleinen papillenartigen Erhebungen bedeckt ist, die in feinste Härchen auslaufen (s. Textfig. F). Diese Membran verläuft ununterbrochen von der dicken Chitinleiste, welche die Subcostal- von der Radialader trennt, bis zu einer ähnlichen Leiste hinter der Cubitalader 1. Unmittelbar distalwärts von der distalen Anheftungsstelle der Chordotonalorgane tritt an Stelle

der tympanumartigen Membran im Bereich der Adern wieder dickeres Chitin auf. (Der Umriß der tympanumartigen Differenzierung der Unterseite des Flügels wurde auf Fig. 9 durch gestrichelte Linie [T] angedeutet.)

Die Chordotonalorgane des Radius und der Cubitalader 1 haben je 9 Sinnesschläuche. Die Sinneszellen liegen stets der Hypodermis der Oberseite dicht an und sind mit dieser verwachsen, die Endfasern heften sich an das oben beschriebene Tympanum an. Sinneszellen und Stiftkörper bieten auf Querschnitten dasselbe Bild wie oben geschildert. Sie liegen in dichtem Bündel aneinander. Hüll- und Kappenzellen bilden sehr enge Schläuche. Die einzelnen Bestandteile der Organe sind außerordentlich klein. Dieser Umstand und die Schwierigkeit, Längsschnitte durch das ganze Organ zu bekommen, erschweren die Untersuchung sehr.

Es seien noch einige Beobachtungen über die in der Nähe der Chordotonalorgane verlaufenden Tracheen beigefügt. Die Trachee des Radius 1 ist in der Nachbarschaft der Chordotonalorgane derartig erweitert, daß sie den ganzen von den Sinnesschläuchen freigelassenen Raum vollständig ausfüllt, ihre Wand preßt sich dicht der Hypodermis an, und ihre Matrix ist mit der Basalmembran der Hypodermiszellen verwachsen. Die ohnehin unbedeutende Trachee in Cubitalader 1 zeigt dagegen keinerlei Differenzierung.

Die Chordotonalorgane der Radialader liegen in dem oben erwähnten stark erweiterten Abschnitt derselben, wodurch eine bedeutendere Entfaltung ermöglicht ist als bei den letzterwähnten Organen.

Die Zahl der Sinnesschläuche beträgt in beiden Organen 13. Die Festheftung der beiden Endpunkte verhält sich wie im Radius 1 und in der Cubitalader 1: die proximale liegt oben und gegen hinten, die distale unten und vorn. Die Sinneszellen liegen auch hier sehr dicht aneinandergepreßt.

Das zweite der beiden Organe zeigt einige Besonderheiten: die 13 Stiftkörper sind in einer Art Doppelreihe, die der hinteren Wand parallel zieht, angeordnet (Textfig. Ga). Im Querschnitt zeigen die einzelnen Stiftkörper verschiedenen Durchmesser, und zwar findet von oben nach unten gleichmäßige Abnahme der Größe statt. Der Durchmesser des größten Stifts beträgt $4,5 \mu$, der des kleinsten kaum 2μ .

Die Endköpfe sind groß und haben einen Durchmesser von annähernd 5μ . In Textfig. Gb ist ein Stift im Längsschnitt dargestellt.

Diese Stifte fallen durch ihre Form auf: sie sind birnförmig, proximalwärts zugespitzt, 9μ lang. Die Querschnitte zeigen, daß auch hier die innere Wand mit 10 Rippen versehen ist. Der Achsenfaden scheint sich kegelförmig verbreitert an das Köpfchen festzusetzen. Das Köpfchen ist durchaus solid und weist keinen Kopfkana! auf.

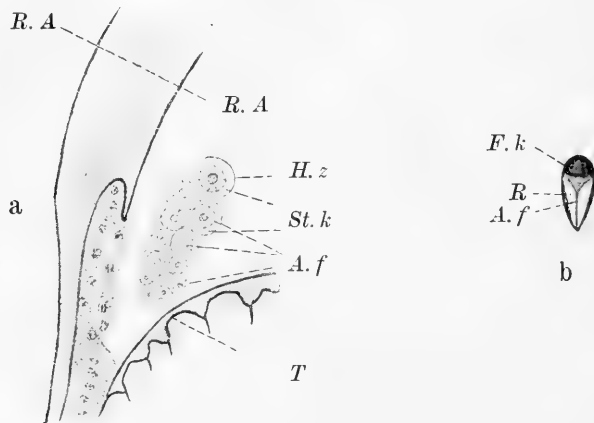


Fig. G.

a Querschnitt durch dasselbe Chordotonalorgan wie in Textfig. F in Höhe der Stiftkörper.

b Stiftkörper in der Längsachse getroffen.

R. A Radialader. A. f Achsenfaden. St. k Stiftkörper. H. z Hüllzelle.
E. k Endköpfchen. R Rippe.

Die Kappenzellen sind auffallend flach und liegen wie die Blätter eines Buches aufeinander. Ihre Länge ist sehr verschieden, proportional der Größe der in sie eintretenden Sinneszellen. (An der Eintrittsstelle in die Kappenzellen bilden die Sinnesschläuche einen Winkel.)

Auch hier beobachten wir eigentümliche Umbildungen der Trachee: dieselbe gibt dicht hintereinander eine Anzahl kurzer Tracheenschläuche ab (Textfig. F), welche unmittelbar hinter dem Organ blind endigen. Weiter distal erweitert sich die Stammtrachee bedeutend, so daß sie den ganzen Hohlraum der Ader ausfüllt.

Die Sinneskuppeln.

Wie oben gesagt, finden sich dieselben in zwei Adern, nämlich der Radialader und der Subcostalader. Die Radialader ist an ihrer Basis (Oberseite) dicht besetzt mit Sinneskuppeln, im fernerer Ver-

lauf der Ader kommen sie zerstreut vor, die am weitesten distal gelegenen sitzen unmittelbar vor der Abzweigung von Radius 2.

Die Sinneskuppeln der Unterseite sind von der Basis der Subcostalader an einzeln zu beobachten bis ungefähr zu der Stelle, wo die 4. der feinen, Costal- und Subcostalader verbindenden Queradern abzweigt (Fig. 12).

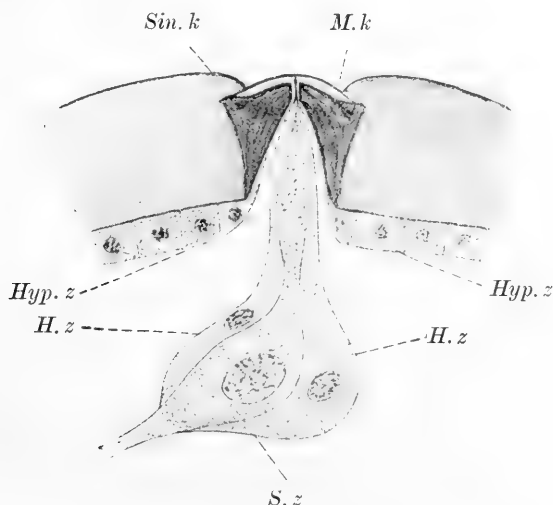


Fig. H.

Chrysopa vulgaris. Sinneskuppel im Achsenschnitt, etwas schematisiert.
Imm. ZEISS Komp.-Okul. 12.

Sin. K Sinneskuppel. *M. k* Membranalkanal. *Hyp. z* Hypodermiszellen.
H. z Hüllzelle.

Die Sinneskuppeln zeigen sich, von oben betrachtet, als ringförmige Vertiefungen der cuticularen Oberfläche, die jeden Ring mit einem kleinen Wall umgibt. In die Öffnung ragt von unten eine flachgewölbte Kuppel empor. Textfig. H zeigt eine Sinneskuppel längs geschnitten. Die Kuppel besitzt in ihrer Mitte einen unten ziemlich weiten, nach oben sich stark verengernden Kanal, den Membranalkanal. Dieser endet in einer das Kuppeldach bis auf eine feine Membran durchsetzenden Rinne (Textfig. H). Die in den Ring hineinragende Kuppe des Gebildes besteht aus hartem Chitin; es verhält sich der Färbung gegenüber völlig neutral. Die tiefer gelegenen Teile der Kuppel färben sich rasch und leicht, und zwar in einem Ton, wie ihn die innersten Chitinschichten annehmen. Im feineren Bau weichen die Kuppeln von denen der Schmetterlings-

flügel, wie sie von FREILING, GÜNTHER und VOGEL beschrieben wurden, wesentlich ab. Wir haben zwar auch eine geschlossene Kuppel, dieselbe ist aber weniger stark gekrümmt und breiter als bei jenen Objekten. Die größte Breite der Kuppel beträgt 6μ , die Höhe ebenfalls 6μ .

Bei der Untersuchung des zugehörigen Zellapparats finden wir denselben Typus wie bei den Zellen der Sinnesgruben von *Agrion*: spindelförmige Sinneszelle, großen ovalen Kern mit wenig Chromatin. Unterhalb des Membranalkanals ist der Endschlauch sehr dünn, verbreitert sich wieder beim Eintritt in denselben, um schließlich in einer lang ausgezogenen Spitze zu enden. Diese stößt nach Durchsetzung des feinen Kuppelkanals an die Membran an. Ein Achsenfaden ist häufig im distalen Teil des Endschlauchs zu sehen und bis in die Nähe des Kerns zu verfolgen. Proximal wird auch diese Sinneszelle zur Nervenfasern.

Jeder Sinneszelle gehören zwei Hüllzellen zu; dieselben dringen mit ihren distalen Enden in den Membranalkanal mit ein, denselben ausfüllend.

Sinneshaare.

Von diesen haben wir bei *Chrysopa* zwei etwas voneinander abweichende Formen:

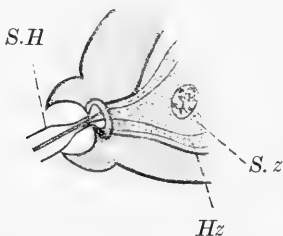


Fig. J.

Chrysopa vulgaris. Sinneshaar im Längsschnitt.

Imm. ZEISS Komp.-Okul. 12.

H. z Hüllzelle.

S. z Sinneszelle,

S. H Sinneshaar.

Der eine Typus zeigt ein blasses, sehr feines langes und spitzes Härchen. Dasselbe ist am Grund einer breiten Chitinalveole eingepflanzt (Textfig. J). Dagegen ist der andere Typus der des gewöhnlichen Tasthaares, derb, stark chitinisirt, in enger Alveole beweglich eingelenkt. Die Endschläuche von Sinneszellen treten bei den beiden Typen in den Grund der Alveole ein.

Beide Arten von Haaren kommen auf sämtlichen innervierten Adern vor. Die letztere ist bei weitem die häufigere.

Der Hinterflügel.

Vorder- und Hinterflügel weichen in Beziehung auf ihre Innervierung und die Sinnesorgane nur in wenigen Punkten voneinander ab. Auch an die Basis des Hinterflügels tritt ein Nervenstamm heran. Dieser teilt sich in drei Äste. Der kleine Ast, welcher im Vorderflügel das große Chordotonalorgan innerviert, fehlt. Es tritt also hier *N1* in die Subcostalader, *N2* in die Radialader, *N3* in die Cubitalader.

Das weitere Verhalten der Nerven entspricht völlig dem der Vorderflügelnerven.

Was die Sinnesorgane betrifft, so ist der Hinterflügel mit ihnen ebenso ausgestattet wie der Vorderflügel, nur fehlt das große basal gelegene Chordotonalorgan am Vorderrand.

Befunde bei *Osmylus chrysops* L.

Die Untersuchung von flachen Querschnitten ergab große Übereinstimmung mit *Chrysopa* in Beziehung auf Innervierung und Sinnesorgane. Die Chordotonalorgane sind in gleicher Anzahl und Verteilung vorhanden, morphologisch und histologisch zeigen sich manche Differenzierungen. Die Stifte sind schlanker und länger (9μ) als bei *Chrysopa*.

Ascalaphus macaronius Scop. konnte ich nur auf Totalpräparat untersuchen, da mir von diesem selteneren Insect nur ein Exemplar zur Verfügung stand. Auf der Oberseite des Flügels, Radialader, sah ich 18—20 ziemlich große, in zwei Reihen angeordnete Sinnesgruben. An der Unterseite waren keine Poren zu finden. Bei der starken Pigmentierung und dem Reichtum an langen weichen Haaren ist es jedoch sehr wahrscheinlich, daß die Sinnesgruben zwar vorhanden, aber der Beobachtung entzogen sind.

3. Orthoptera.

Da die Orthopteren seit langer Zeit die klassischen Objekte für die Untersuchung chordotonaler Organe sind, lag der Wunsch nahe, zu erfahren, ob sich solche auch in ihren Flügeln nachweisen lassen. Ich untersuchte die Flügelwurzeln der Vorder- und Hinterflügel folgender Arten auf Quer- und Flachschnitten.

In Beziehung auf Chordotonalorgane ergaben diese Untersuchungen durchaus negative Resultate. Dagegen fand ich Sinnesgruben auf den Hinterflügeln von *Phaneroptera*, *Meconema*

und *Locusta* und zwar je eine Reihe von 10—12 Gruben auf der Radialader, Oberseite, und auf der Subcostalader, Unterseite.

Bei *Psophus* stehen an den entsprechenden Stellen zahlreiche kurze helle, anscheinend innervierte Borsten.

Eine große Gruppe von Sinneshaaren tragen die Hinterflügel an der Basis; der Nerv gibt vor Durchsetzung des Flügelgelenks einen Ast an diese Gruppe ab.

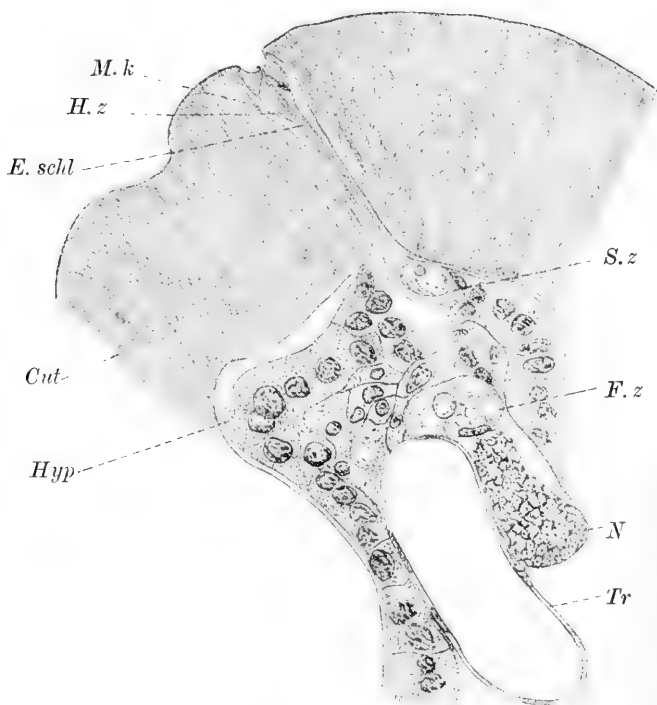


Fig. K.

Basis der Radialader des Hinterflügels von *Locusta cantans*, quer.
Sinnesgrube mit zugehörigem Zellapparat, Trachee und Nerv.

Obj. 6, Okul. 3.

M.k Membranalkanal. *H.z* Hüllzelle. *E.schl* Endschlauch. *Cut* Cuticula.
Hyp Hypodermis. *S.z* Sinneszelle. *F.z* Fettzelle. *N* Nerv. *Tr* Trachee.

In Textfig. K und L gebe ich einen gelungenen Schnitt durch eine Sinnesgrube von *Locusta cantans* mit zugehörigem Zellapparat. Die Sinnesgrube zeigt sich als mäßig vertiefte Einsenkung, unterhalb welcher eine Schicht von weniger hartem Chitin liegt. Letztere senkt sich halbkugelförmig in den Membranalkanal ein, ringsum von

letzterem umgeben und von der Cuticula getrennt, so daß er mit dieser nur durch eine schmale Brücke zusammenhängt. Der Membranalkanal ist sehr lang und eng, er erweitert sich nach außen kelchförmig. Der Sinnesschlauch ist von der Hüllzelle umgeben, letztere verbreitert sich oben und erfährt in der kelchförmigen Erweiterung des Kanals eine rundliche Anschwellung, in welcher ihr Kern liegt. Die Sinneszelle bleibt schlauchförmig, spitzt sich nach außen zu, und beide Zellen durchsetzen gemeinsam die halbkuglige Chitinschicht.

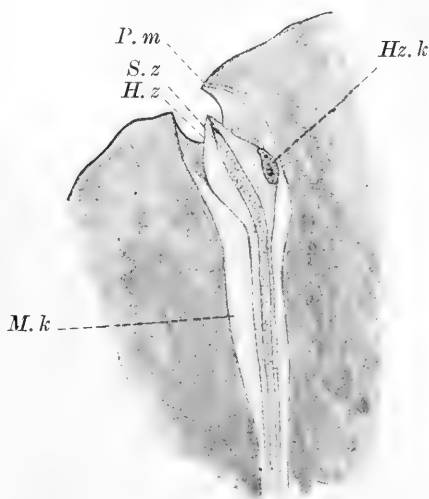


Fig. L.

Endschlauch des in Fig. K dargestellten Sinnesorgans. Imm. Okul. 12.

P. m Polstermasse; sonst wie Fig. K.

4. Hymenoptera.

Aus der Ordnung der Hymenoptera kamen *Vespa rufa* und *Vespa pilosella* zur Untersuchung. Ich bespreche auch hier zunächst die Innervierung der Flügel und dann die auf bzw. in denselben vorkommenden Sinnesorgane und zwar a) die Sinneskuppeln, b) das Chordotonalorgan. Fig. 16 zeigt einen Querschnitt durch die Basis des linken Vorderflügels von *Vespa rufa*. Wir finden auch hier eine deutlich hervortretende Kammerung; Vorder- und Mittelkammer sind durch eine starke Chitinleiste getrennt.

Innervierung.

Der sehr starke Flügelnerf teilt sich in 3 Hauptäste. Ein Ast, N1, tritt in die Vorderkammer ein. Der größte Teil seiner Fasern geht über in die Sinneszellen einer großen Gruppe von Sinneskuppeln (Fig. 16, Gr. A), der Rest von N1 tritt in die Vorderrandader.

Ein zweiter, vom Flügelnerfen sich abzweigender Nervenast, N2, tritt in die Mittelkammer ein (Fig. 16). N2 ist bei weitem der stärkste der 3 Nervenäste. Er innerviert die Sinneszellen der in der Mittelkammer sich befindenden Gruppe von Sinneskuppeln.

(s. Fig. 16 *Gr. B*). *N2* teilt sich noch einmal und entsendet ein Ästchen an das Chordotonalorgan; der Hauptast bildet den Nerven der Subcostalader.

Auch die Hinterrandader besitzt einen Nerven, *N3*, dessen Abzweigungsstelle vom gemeinsamen Stamm ich aber leider nicht feststellen konnte.

Die Sinnesorgane der Flügel.

a) Sinneskuppeln.

Fig. 15 gibt die Abbildung der Basis des linken Vorderflügels von *Vespa rufa*. Für die Bezeichnung der Chitinstücke wähle ich die von STELLWAAG in seinem: „Studien über die Honigbiene II, Bau des Flugapparats der Biene“ gebrauchten Ausdrücke.

Auf der Oberseite befindet sich eine längliche Gruppe von Sinneskuppeln und zwar liegt dieselbe zwischen den beiden Chitinplatten, die, aus offenbar sehr starker Chitinschicht bestehend, der Basis des Flügels aufgelagert erscheinen, der Präcostal- und der Costalplatte (s. Fig. 15 *P.c.p* und *Cost.p*). Die Zahl der Sinneskuppeln dieser Gruppe beträgt ca. 170.

Auf der Unterseite ist eine sehr große Anzahl von Sinneskuppeln; dieselben bilden eine vordere und eine hintere Gruppe, in jener sind ca. 70, in der letzteren dagegen ca. 300 einzelne Kuppeln zu zählen.

Weitere Sinneskuppeln sind auf dem Pterostigma und zwar 8 an der Ober-, 9 an der Unterseite.

Das Pterostigma scheint auch bei anderen Insectenordnungen an Sinnesorganen reicher zu sein als die umgebenden Bezirke. So wies VOGEL bei Schmetterlingen an der dem Pterostigma des Vorderflügels entsprechenden Stelle zahlreiche innervierte Schuppen nach, welche in den benachbarten Bezirken fehlen oder nur spärlich vertreten sind.

Sehr überrascht war ich, bei *Apis mellifica* die Kuppeln des Pterostigmas in derselben Anordnung und Zahl zu finden wie bei *Vespa rufa*. Leider fehlte mir ein größeres Vergleichsmaterial, um weitere Nachforschungen auf diesem Gebiete anzustellen. Es wäre interessant, zu prüfen, ob sich derartige, hinsichtlich der Lage und Zahl leicht zu kontrollierende Gebilde wie die Sinneskuppeln etwa innerhalb der verschiedenen Gattungen und Familien der Aculeaten

so konstant erhalten, wie das nach VOGEL für gewisse Kuppeln (z. B. die Randkuppeln) auf den Adern der Schmetterlingsflügel gilt.

Außer den bisher erwähnten findet sich endlich noch eine Reihe von 8 Sinneskuppeln auf dem letzten Abschnitt der Subcostalader vor ihrer Einmündung in die Vorderrandader.

Der Bau der Chitinteile der Sinneskuppeln ist aus Fig. 17 ersichtlich. Im Achsenschnitt zeigt sich eine runde, flache Grube, in deren Umgebung die Cuticula sanft emporgewölbt ist. In die Grube ragt von innen eine kleine Kuppel, die bis auf eine dünne Chitinmembran von einem feinen Kanal durchbohrt ist. Die Kuppel färbte sich auch hier intensiv mit Hämatoxylin wie die innersten, der Hypodermis benachbarten Partien des Chitins, wie dies auch von WEINLAND, VOGEL, JANET und HOCHREUTER beobachtet wurde.

Die Membranalkanäle erweitern sich nach innen; ihre Länge ist, der verschiedenen Mächtigkeit der Chitinschicht entsprechend, sehr wechselnd. Die zugehörigen Sinneszellen unterscheiden sich nicht wesentlich von den oben beschriebenen, besonders ausgeprägt ist ihre lange Spindelform. Sie sind sehr enge zusammengelagert, zwischen ihnen findet man zahlreiche Stützzellen.

Auch bei den von mir untersuchten Hymenopteren befindet sich ein Tracheenstamm in der Nähe jeder Gruppe von Sinneskuppeln. Blasenartige Erweiterungen derselben sind indessen nicht zu bemerken.

Das Chordotonalorgan.

Im Gegensatz zu den Neuropterenflügeln, deren reiche Ausstattung mit Chordotonalorganen wir oben kennen gelernt haben, hat der Flügel von *Vespa* nur ein einziges großes derartiges Organ. Dieses liegt in der Mittelkammer der Flügelbasis, unmittelbar distal von der Gruppe der Sinneskuppeln der Oberseite. Die proximale Anheftungsstelle liegt an der Oberseite des Flügels, die distale an der Unterseite. Auf Flachschnitten zeigt das Chordotonalorgan des *Vespa*-Flügels Fächerform. Die einzelnen Sinnesschläuche lagern sehr dicht aneinander. Die Elemente sind hier klein, aber in großer Zahl vorhanden.

Das Organ hat vollständig den für Chordotonalorgane typischen Bau.

Bei der Betrachtung der Sinneszellen fällt die Konzentrierung des Plasmas um den großen chromatinarmen Kern auf. Die Endfasern der Sinneszellen durchziehen den ganzen, durch Hüll- und

Kappenzellen gebildeten Hüllschlauch und inserieren schließlich an einer mit zarter Cuticula bedeckten Stelle der Unterseite des Flügels.

Die Stiftkörper enden mit kegelförmigem Köpfchen, das sich distalwärts in einen eine ziemlich große Strecke weit zu verfolgenden Faden fortsetzt. Auch hier ist der Achsenfaden innerhalb des Stiftkörpers deutlich zu sehen, proximalwärts verliert sich derselbe in dem den Kern umgebenden Plasma der Sinneszelle. In einigen Sinneszellen war, unmittelbar proximal vom Stiftkörper, je eine vom Achsenfaden durchzogene Vacuole zu sehen.

An der Basis des Hinterflügels entsprechen die Gruppen der Sinneskuppeln vollkommen denen des Vorderflügels. Desgleichen stimmt auch das in der Hinterflügelwurzel gelegene Chordotonalorgan in seinem Bau und seiner Lage mit dem des Vorderflügels überein.

5. Diptera.

Das Vorkommen poriferer Integumentstrecken auf den Flügeln und Schwingern der Dipteren ist längst bekannt, und ich kann daher in bezug auf ihre Verteilung und ihren Bau auf frühere Autoren, HICKS, GRABER, WEINLAND u. A. verweisen.

Die Ausstattung der von mir untersuchten Dipteren-Flügel mit Sinneskuppeln ist eine sehr reiche, die Anordnung derselben aber bei den einzelnen Familien verschieden. Da wir auch über die Chordotonalorgane des Schwingers bereits gut unterrichtet sind (WEINLAND, LEE, PFLUGSTAEDT u. A.), beschloß ich, nur die Vorderflügel auf Chordotonalorgane hin zu untersuchen, worüber einwandfreie Untersuchungen nicht vorliegen.

Das Chordotonalorgan.

GRABER gibt das Vorkommen von stiftführenden Sinneszellen im Flügel von *Eristalis tenax* L. an. Da er aber die Stifte in zu Membranalkanälen gehörigen Sinneszellen beobachtet haben will, ist es fraglich, ob er das im Dipteren-Flügel vorkommende Chordotonalorgan überhaupt gesehen hat. Das Chordotonalorgan liegt hinter der Stelle, wo Subcostal- und Radialader voneinander abzweigen. Auf Fig. 14 ist das Chordotonalorgan des Flügels von *Eristalis florens* in einem Flachschnitt dargestellt. Über den Bau desselben ist Folgendes hervorzuheben. Da bei diesem Organ die einzelnen

Schläuche nicht so eng zusammenliegen wie bei den bisher betrachteten, gelang es mir, die Grenzen der Hüll- und Kappenzellen genau festzustellen.

Dieselben liegen ungefähr auf einer Höhe mit der Mitte der Stiftkörper. Zwischen Hüll- und Kappenzelle ist jeder Sinnesschlauch eingeschnürt. Die Hüllzellen sind klein, haben rundliche sich stark färbende Kerne und umhüllen den die Vacuole enthaltenden Abschnitt des Schlauches.

Die sogenannten Kappenzellen sind viel länger, sie umhüllen die Sinneszellen bis zur distalen Anheftungsstelle. Daß aber die Sinneszellen selbst sich bis dorthin innerhalb der Kappenzellen fortsetzen und nicht letztere den Endabschnitt des Sinnesschlauchs bilden und die Anheftung vermitteln, zeigt sich bei dem Chordotonalorgan von *Eristalis florens* aufs unzweideutigste. Ganz deutlich sieht man innerhalb des körnigen Plasmas der Kappenzellen die mehr faserige Struktur des Plasmas der Endabschnitte der Sinneszellen. Die Endschläuche der Sinneszellen in den Chordotonalorganen der Flügel verhalten sich somit etwas anders als z. B. die von SCHWABE bei den tympanalen Sinnesapparaten der Orthopteren beschriebenen Endschläuche, die sich nicht bis zur Hypodermis erstrecken. Es werden diese vielmehr durch Vermittlung der Kappenzellen mit dem Integument verknüpft. Hingegen konnten andere Autoren beobachten, daß die Endschläuche der Organe anderer Insectenordnungen direkt am Integument befestigt sind (HAAGEMANN, VOGEL, SCHÖN). In der Befestigung an der Hypodermis der Oberseite des Flügels, des Eintritts der Nervenfasern sowie der Form der Sinneszellen und ihrer Kerne gleicht dieses Chordotonalorgan vollständig den schon bei anderen Insectenordnungen beschriebenen. Das Plasma der Sinneszelle ist um den Kern konzentriert; aus dieser Plasmamasse heraus tritt der Achsenfaden, durchsetzt die Vacuole und tritt in den Stiftkörper ein. Die Vacuole nimmt den an das proximale Ende des Stiftkörpers anschließenden Teil der Sinneszelle vollständig ein.

Ich gebe auf Textfig. M diese Partie in stärkerer Vergrößerung wieder. Die betreffenden Abschnitte der Sinneszellen sind in verschiedenem Grad ausgebaucht und dadurch verkürzt.

Die Stiftkörper von *Eristalis* haben ihre größte Breite in der Mitte, die Köpfchen sind länglich, kegelförmig und laufen in lange Endfäden aus, die sich bis zur halben Länge der Kappenzelle ver-

folgen lassen und deren Fortsetzung bis zur Anheftungsstelle mir zweifellos erscheint.

Der Achsenfaden ist innerhalb der Vacuole häufig verdickt. Über die Natur des Achsenfadens sind die Ansichten der Autoren geteilt. Während SCHWABE und v. ADELUNG denselben als reizleitende Fibrille auffassen, ist VOGEL der Ansicht, daß wir im Achsenfaden ein chitiniges, organisch mit dem Stiftkörper zusammenhängendes Gebilde vor uns haben, welchem Stützfunktion zukommt.

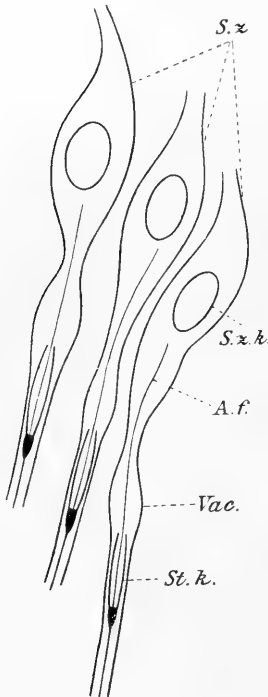


Fig. M.

Der die Vacuolen enthaltende Teil einiger Sinneszellenschläuche von dem in Fig. 14 dargestellten Chordotonalorgan.

Imm. ZEISS Komp.-Okul. 12.

Vac Vacuole. S.z, k Sinneszellkern. A. f Achsenfaden.
St. k Stiftkörper.

Gegen das distale Ende wird das Organ rasch dünner, faserförmig, und die Anheftung erfolgt an einem ovalen dünnen Chitinschildchen, welches in die Hypodermis der Unterseite eingelassen ist, ähnlich wie bei *Agrion puella*.

Bei *Tabanus bovinus* befindet sich ebenfalls ein großes Chordotonalorgan von ähnlichem Bau in entsprechender Lage. Bei *Tipula gigantea* war es mir nicht möglich, festzustellen, ob das Chordotonalorgan, das ich sah, im einzelnen in Bau und Anordnung mit dem bei den beiden obengenannten Dipteren übereinstimmt, da die betreffende Schnittserie nicht vollständig war.

6. Rhynchota.

Aus dieser Ordnung konnte ich nur eine einzige Form untersuchen, nämlich *Pentatoma rufipes*, und zwar auf Totalpräparaten und Schnitten von Vorder- und Hinterflügeln. Ein Chordotonalorgan vermochte ich hier wie bei Orthopteren-Flügeln nicht aufzufinden.

Im Vorderflügel befindet sich an der Basis der Vorderrandader eine ansehnliche Gruppe großer Sinneszellen. Dieselben geben ihre

distalen Enden an die Membranalkanäle von je einer kleinen Gruppe von Kuppeln der Ober- und Unterseite.

Der Hinterflügel hat an der Basis der Vorderrandader eine Gruppe von 16 Sinneskuppeln auf der Ober- und eine von 21 Kuppeln auf der Unterseite, ferner finden sich auf der Oberseite des Hinterflügels eine Gruppe auf der 3. Ader, sowie eine einzelne Kuppel auf der 4. Ader.

Zum Schluß seien die Resultate vorliegender Arbeit zusammengefaßt:

In bezug auf die Innervierung des Flügels ist die große Konstanz der 3 Hauptstämme bemerkenswert, in die sich der Flügel nerv vor seinem Eintritt in die Flügelwurzel teilt. Ein 4. kleinerer Nerv kommt vor, ist aber nicht konstant.

Die Flügelbasis und zum Teil auch die Adern sind reich an Sinnesorganen.

Was die Chordotonalorgane betrifft, so kommt bei den Archipteren je ein einziges solches Organ im Vorder- und Hinterflügel vor, bei Neuropteren 7 im Vorder-, 6 im Hinterflügel. Bei Hymenopteren findet sich je eines im Vorder- und Hinterflügel. Bei Dipteren findet sich ein wohlentwickeltes Chordotonalorgan im Flügel; die Chordotonalorgane in den Halteren berücksichtigte ich nicht, da diese neuerdings gründlich von PFLUGSTAEDT untersucht wurden. In bezug auf den anatomischen Bau der hier in Betracht kommenden Chordotonalorgane und ihre distale Befestigung an einer nicht starren Strecke des Integuments der Unterseite des Flügels herrscht große Übereinstimmung. Dagegen ist die Zahl der Sinnesschläuche sehr verschieden (Minimum 9, Maximum 40).

Die Chordotonalorgane vermißte ich in den Flügeln der Orthopteren und Rhynchoten.

Porifere Organe finden sich reichlich vor, und zwar in Form von 5 Gruppen von Sinnesgruben bei Libellulidae. Die Orthopteren weisen 2 Gruppen von höchstens 12 Sinnesgruben auf, bei *Psophus* finden sich an Stelle der Sinnesgruben Sinnesborsten.

Die Rhynchoten haben am Vorderflügel 2, am Hinterflügel 3 Gruppen von Sinneskuppeln.

Von den untersuchten Neuropteren besitzen *Chrysopa* und *Osmylus* je 2 Gruppen von Sinneskuppeln, bei *Ascalaphus* war nur eine wahrzunehmen, doch ist das Vorhandensein der anderen wahrscheinlich.

Auch bei den Hymenopteren findet sich je eine große Gruppe von Sinneskuppeln auf der Ober- und Unterseite des Flügels.

Bezüglich der Verteilung der Sinnesorgane auf dem Flügel zeigt sich zwischen den Befunden VOGEL's bei Lepidopteren und den meinigen bei Archipteren, Orthopteren, Rhynchoten, Hymenopteren und Dipteren vielfach Übereinstimmung. Vor allem ist bemerkenswert, daß sich überall an homologer Stelle 2 Hauptgruppen von Sinneszellen vorfinden, von denen die eine porifere Bildungen auf der Oberseite, die andere solche auf der Unterseite des Flügels versorgt.

Überall sind die Nerven von Tracheen begleitet, welche teilweise in der Nähe der Sinnesorgane in der verschiedensten Weise differenziert sind. Ob die Nachbarschaft der Tracheen und ihrer Erweiterungen lediglich eine möglichst reiche Zufuhr von Sauerstoff zu den Sinneszellen, welche die größten und physiologisch wichtigsten Zellelemente des Flügels sind, bezwecken oder ob sie in Beziehung zu der spezifischen Funktion der Sinnesorgane stehen, ist schwer zu entscheiden.

Eine Verringerung des spezifischen Gewichts des Insektenkörpers durch Füllen der Blasen mit Luft ist bei ihrer im Vergleich zum Gesamtvolumen der Tiere geringen Größe nicht anzunehmen.

Spekulationen über die physiologische Bedeutung der am Insectenflügel befindlichen Sinnesorgane ließen sich anknüpfen an folgende Erwägungen und Beobachtungen:

1. Sie kommen bei beiden Geschlechtern ohne Unterschied vor, wie dies von VOGEL bei Schmetterlingen, von mir bei *Agrion* und *Chrysopa* beobachtet werden konnte. Wären die Sinnesgruben bzw. -kuppeln Organe des chemischen Sinnes, so würde wohl sexueller Dimorphismus herrschen, wie bei den Riechorganen auf den Fühlern der Maikäfer, zahlreicher Schmetterlinge u. a.

2. Sie finden sich sowohl im Vorder- als im Hinterflügel ausgebildet.

3. Sie finden sich in bester Ausbildung bei guten Fliegern, in geringerer Zahl oder überhaupt nicht bei schlechten.

Was zunächst die Funktion der Chordotonalorgane im allgemeinen betrifft, so gelang es bisher nicht, Sicheres darüber zu ermitteln, denn ein Ausschalten der betreffenden Organe ohne gleichzeitiges Zerstören benachbarter Nerven und Sinnesorgane erscheint ausgeschlossen; so können also etwaige Ausfallserscheinungen keine sicheren Schlüsse zulassen. Dagegen hat man sich bemüht, durch sorgfältige Untersuchung des Baues der Organe, ihrer Verbreitung im Insektenkörper sowie durch das Studium des biologischen

Verhaltens mancher Gruppen Anhaltspunkte für die mutmaßliche Funktion der Organe zu erhalten.

Das Gemeinsame aller Chordotonalorgane, der einfacheren wie der höher differenzierten Tympanalorgane, ist das Vorkommen von Stiftkörpern im Terminalschlauch ihrer Sinneszellen. Ferner stimmen alle hierher gehörigen Organe — abgesehen von der *Crista acustica* der Locustiden, die besondere, abgeleitete Verhältnisse zeigt — darin überein, daß sie zwischen zwei Punkten des Integuments ausgespannt sind.

In manchen Fällen, so vor allem bei den Saltatorien, gesellen sich zu dem Sinnesapparat noch Tympanaleinrichtungen des Integuments und im Innern Tracheenblasen. Da jene Insecten außerdem, wie bekannt, Töne produzieren, so lag es nahe, die fraglichen Einrichtungen als Gehörorgane aufzufassen. So einleuchtend dies auch ist, so war es doch verfehlt, ohne weiteres auch einfachere mit Stiftkörpern versehene Sinnesorgane als akustische Apparate zu deuten. Schon die Tatsache, daß solche einfacheren Organe bei einem und demselben Tier gleichzeitig in den verschiedensten Körperregionen, an den Antennen, den Mundgliedmaßen, den Beinpaaren, im Thorax und Abdomen, vorkommen, spricht dagegen, da eine größere Anzahl akustischer Apparate zwecklos erscheinen müßte. In der Tat finden sich auch die oben erwähnten Tympanalorgane der Saltatoria stets nur in einem Paare vor.

Daß aber die höher differenzierten Tympanalorgane mit den einfacheren Chordotonalorganen in einem genetischen Zusammenhang stehen, lehren vergleichende Betrachtungen. Wir finden nämlich an jenen Stellen, wo sich (1. Abdominalsegment, Vordertibia) bei Saltatorien Tympanalorgane entwickelt haben, bei anderen Insecten einfache Chordotonalorgane ohne deutliche Tympanaleinrichtungen; Anfänge von solchen zeigt das Integument der betreffenden Stellen allerdings manchmal.

Aus dem Gesagten folgt, daß die Tympanalorgane morphologisch aus einfacheren Chordotonalorganen abzuleiten sind.

Welche Funktion haben wir diesen einfacheren Chordotonalorganen nun zuzuschreiben, wenn wir ihnen nach dem oben Gesagten Hörfunktionen absprechen müssen?

Einzelne Forscher, so E. WEINLAND, E. RÄDL, R. VOGEL, neigen der Ansicht zu, daß die in Rede stehenden Organe zur Registrierung der Intensität der Drehbewegung von Teilen des Insectenkörpers gegen benachbarte Teile dienen. Diese Hypothese scheint mir viel

für sich zu haben, und ich selbst möchte mich derselben unbedingt anschließen.

Die Chordotonalorgane des Insectenflügels sind stets im Bereich von Gelenken derart ausgespannt, daß ihr proximaler Anheftungspunkt sich an festem Chitin der Oberseite, der distale aber an dünnem gelenkigem Häutchen der Unterseite befindet. Jede Bewegung, speziell jedes Ausbreiten oder Falten des Flügels muß daher einen Zug resp. Druck auf das Chordotonalorgan hervorbringen, und je nach der Intensität der Bewegung müssen verschiedene Spannungszustände im Chordotonalorgan auftreten.

Der Flugakt der Insecten setzt sich aus einer Anzahl komplizierter Bewegungen zusammen. Nach den Untersuchungen von STELLWAAG (Studien über die Honigbiene II, Bau und Mechanik des Flugapparats) ist bei der Biene mit dem Heben eine Drehung des Flügels aus der horizontalen Lage um seine Längsachse verbunden. Der Flügel rückt dabei in eine Schiefstellung, und zwar so, daß sein Vorderrand aufwärts, der Hinterrand abwärts gerichtet ist. Gleichzeitig faltet sich der Flügel der Länge nach in einer vor der Analader liegenden, durch ihre Farblosigkeit auffallenden Linie. Dieses Heben, Drehen und Falten wird von Vorder- und Hinterflügel, die bekanntlich durch eine eigenartige Vorrichtung zu einer einzigen Flugfläche verbunden sind, in gleicher Weise ausgeführt.

Mit dem Abwärtsbewegen ist ebenfalls eine Drehung des Flügels um die Längsachse verbunden, dieselbe verläuft aber in entgegengesetztem Sinne wie bei der Aufwärtsbewegung. Dabei wird der Flügel vollkommen ausgebreitet und leicht nach oben gewölbt. Ähnliche Flugbewegungen dürfen wir wohl auch bei anderen Insectenordnungen voraussetzen, daß z. B. bei den Libellen ein Zusammenfalten des Flügels in gewissen Perioden der Flugbewegung erfolgt, scheint mir aus dem eigentümlichen Bau des Flügels, wie ihn Fig. 1—3 auf Querschnittsbildern veranschaulichen, klar hervorzugehen.

Für die Ausführung der Flugbewegungen dürfte es von großem Werte sein, wenn das Insect eine ständige Kontrolle über die jeweilige Stellung seiner Flügel hätte, und es scheint naheliegend, daß diese ihm durch die verschiedenen Spannungszustände des Chordotonalorgans angezeigt wird.

Welche physiologische Bedeutung man den Stiftkörpern und der an ihrer Basis befindlichen Vacuole speziell zuzuschreiben hat, läßt sich vorläufig nicht recht erkennen.

Bemerkenswert ist, daß sich die Chordotonalorgane in bester und reichster Entfaltung in den Flügeln gut fliegender Insecten finden, so in der Flügelwurzel und den Schwingern (und in diesen nach WEILAND und PFLUGSTAEDT besonders zahlreich) der Dipteren, ferner in den Flügeln der Hymenopteren, Neuropteren, Odonaten und Schmetterlingen (VOGEL). Dagegen vermißte ich sie gänzlich bei Orthopteren, welche wir im Vergleich zu den vorigen Ordnungen als ungeschickte Flieger bezeichnen müssen. Auch in den Flügeln der von mir untersuchten Vertreter der Rhynchoten vermochte ich kein Chordotonalorgan aufzufinden.

Gehen wir nun über zur Erwägung der physiologischen Bedeutung der Sinnesgruben und Sinneskuppeln. Prinzipiell ähnlich gebaute Einrichtungen auf den Tastern und Fühlern wurden früher allgemein als Geruchsorgane gedeutet, so z. B. die Grubenkegel auf den Fühlerblättchen der Lamellicornier, ferner die schüssel- und pilzförmigen Organe u. a. Manche neueren Untersucher aber, so SCHENK (1902) und HOCHREUTER (1912), sehen in den in Rede stehenden Bildungen Organe, welche mechanische Reize, speziell den Luftdruck, wahrnehmen.

Und in der Tat, bedenkt man, daß die Organe am Flügel in beiden Geschlechtern gleichmäßig verteilt sind und daß sie bei guten Fliegern zahlreicher sind als bei schlechten, so ist man wohl berechtigt anzunehmen, daß es sich um Organe zur Aufnahme mechanischer und nicht chemischer Reize handelt.

Auch GUENTHER, FREILING und VOGEL erblicken in den Sinneskuppeln auf den Schmetterlingsflügeln Organe, welche den Luftdruck, also einen mechanischen Reiz, percipieren.

Letztere Funktion, die Perception des Luftdrucks und zwar des durch die Flugbewegung erzeugten Luftdrucks, dürfte auch den poriferen Organen auf den Flügeln der von mir untersuchten Insectenordnungen zuzuschreiben sein.

Sichere Schlüsse auf die Funktionen der bei den im Insectenflügel vorkommenden Arten von Sinnesorganen zu ziehen, wird erst möglich sein, wenn dieselben bei sämtlichen Insectenordnungen erforscht sind und mit Berücksichtigung der biologischen Verhältnisse vergleichend bearbeitet werden. Es ist selbstverständlich, daß das Experiment dabei nicht fehlen darf, dasselbe dürfte aber in diesem Fall mit großen, wenn nicht unüberwindlichen Schwierigkeiten verbunden sein.

Literaturverzeichnis.

- v. ADELUNG, N., Beiträge zur Kenntnis des tibialen Gehörapparats der Locustiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 54, 1892.
- ADOLPH, E., Über Insektenflügel, in: Verh. Leopold.-Carol. Akad. Naturf., Vol. 41, 1880.
- BERLESE, A., Gli Insetti, Vol. 1, Milano, 1909.
- FOREL, A., Sinnesleben der Insekten, München, 1910.
- FREILING, FR., Duftorgane der Schmetterlinge usw., in: Z. wiss. Zool., Vol. 92, 1909.
- GRABER, V., Die chordotonalen Sinnesorgane der Insekten, in: Arch. mikrosk. Anat. I. Morphol. Teil, Vol. 20, II. Physiol. Teil, Vol. 21, 1882.
- GUENTHER, K., Über Nervenendigungen auf den Schmetterlingsflügeln, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat., 1910.
- HESSE, R. u. F. DOFLEIN, Tierbau und Tierleben, Vol. 1, Leipzig und Berlin 1910.
- HICKS, J. B., On a new organ in Insects, in: Journ. Linn. Soc. London, Zool., Vol. 1, 1857.
- , Further remarks on the organs found on the bases of the halteres and wings of insects, in: Trans. Linn. Soc. London, Vol. 22, 1859.
- HOCHREUTHER, R., Die Hautsinnesorgane von *Dytiscus marginalis* L., ihr Bau und ihre Verbreitung am Körper, in: Z. wiss. Zool., Vol. 103, 1910, auch Diss. Marburg 1912.
- HOLSTE, G., Das Nervensystem von *Dytiscus marginalis* L., ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers, in: Z. wiss. Zool., Vol. 96, 1912, auch Diss. Marburg 1910.
- v. KENNEL, J., Über Tympanalorgane im Abdomen der Spanner und Zünsler, in: Zool. Anz., Vol. 39, 1912.

- LEE, A. BOLLES, Les balanciers des Diptères, in: Rec. zool. Suisse, Vol. 2, 1885.
- LEYDIG, FR., Über Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten, in: Arch. Anat. Physiol., 1860.
- MAYER, P., Zur Lehre von den Sinnesorganen der Insekten, in: Zool. Anz., Jg. 2, 1879.
- PFLUGSTAEDT, H., Die Halteren der Dipteren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 100, 1912, auch Diss. Heidelberg 1912.
- RÄDL, E., Über das Gehör der Insekten, in: Biol. Ctrbl., Vol. 25, 1905, S. 1—5.
- VOM RATH, O., Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 61, 1896.
- RULAND, FR., Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Insekten, *ibid.* Vol. 46, 1888.
- SCHENK, O., Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede, in: Zool. Jahrb., Vol. 17, Anat., 1902.
- SCHÖN, A., Bau und Entwicklung des tibialen Gehörorgans der Honigbiene und bei Ameisen, *ibid.*, Vol. 31, Anat., 1911.
- SCHWABE, J., Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren, in: Zoologica, Vol. 20, 1906.
- STELLWAAG, F., Studien über die Honigbiene II; Bau und Mechanik des Flugapparats, in: Z. wiss. Zool., Vol. 95, 1910.
- VOGEL, R., Über die Innervierung der Schmetterlingsflügel und über den Bau und die Verbreitung der Sinnesorgane auf denselben, *ibid.* Vol. 98, 1911.
- , Über die Chordotonalorgane in der Wurzel der Schmetterlingsflügel, *ibid.* Vol. 100, 1912.
- WEINLAND, E., Über die Schwinger (Halteren) der Dipteren, *ibid.* Vol. 51, 1891.

Erklärung der Abbildungen.

<i>A. f</i> Achsenfaden	<i>M. K</i> Mittelkammer
<i>An. A</i> Analader	<i>M. k</i> Membranalkanal
<i>A. rd</i> Außenrand	<i>N</i> Nerv
<i>Bas. m</i> Basalmembran	<i>N. f</i> Nervenfasern
<i>Bl. z</i> Blutzelle	<i>O</i> Oberseite
<i>Ch. O</i> Chordotonalorgan	<i>P. c. p</i> Präcostalplatte
<i>Ch. N</i> Chordotonalnerv	<i>P. m</i> Polstermasse
<i>Ch. R</i> Chitinring	<i>Rad. A</i> Radialader
<i>Cost. A</i> Costalader	<i>Rad</i> Radius
<i>Cost. P</i> Costalplatte	<i>R</i> Rippe
<i>Cub. A</i> Cubitalader	<i>S. z</i> Sinneszelle
<i>Cut</i> Cuticula	<i>S. gr</i> Sinnesgrube
<i>Cyl. ep</i> Cylinderepithel	<i>S. H</i> Sinneshaar
<i>E. f</i> Endfaser	<i>S. K</i> Sinneskuppel
<i>E. k</i> Endköpfchen	<i>Sz. k</i> Sinneszellkern
<i>E. schl</i> Endschläuche	<i>St. k</i> Stiftkörper
<i>F. d. St. k</i> Fortsatz des Stiftkörpers	<i>St. tr</i> Stammtrachee
<i>F. z</i> Fettzellen	<i>Subc. A</i> Subcostalader
<i>Fl. N</i> Flügelnerv	<i>T</i> Tympanum
<i>Gr</i> Gruppe	<i>T. k</i> Tympanalkörperchen
<i>H. z</i> Hüllzelle	<i>Tr. bl</i> Tracheenblase
<i>Hz. k</i> Hüllzellkern	<i>Tr</i> Trachee
<i>Hyp</i> Hypodermis	<i>Tr. schl</i> Tracheenschläuche
<i>H. K</i> Hinterkammer	<i>U</i> Unterseite
<i>K. z</i> Kappenzelle	<i>Vac</i> Vacuole
<i>I. rd</i> Innenrand	<i>V. K</i> Vorderkammer
<i>K. z. k</i> Kappenzellkern	

Alle Figuren wurden, wenn nicht anders angegeben, mit Hilfe eines LEITZ'schen Mikroskops und des großen ABBÉ'schen Zeichenapparats bei Tubuslänge 170 mm und in Objekttischhöhe gezeichnet. Die Originalzeichnungen sind auf den Tafeln auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.

Tafel 17.

Fig. 1—3. Querschnitte durch die Basis des linken Vorderflügels von *Agrion puella* in proximal-distaler Folge. Vorderrand rechts. Obj. 3, ZEISS Komp.-Okul. 12.

Fig. 4. Nach Flachschnitten kombiniertes Übersichtsbild (Dorsalansicht) über die Innervierung und die Sinneszellengruppen auf dem linken Vorderflügel von *Agrion puella*. Blau die Gruppen der Ober-, rot die der Unterseite.

Fig. 5. Chordotonalorgan von *Agrion puella*, kombiniert aus mehreren auf einander folgenden Flachschnitten. Imm.-Okul. 3.

Fig. 6. Mittelkammer der Vorderflügelbasis von *Agrion puella*, quer; Sinneszellen und deren in Nervenfasern übergehendes proximales Ende. Obj. 6, Okul. 3.

Fig. 7. Sinneszellengruppe C der Mittelkammer flach. Obj. 6, Okul. 3.

Fig. 8. Sinnesgrube mit Sinneszelle und Hypod. Zellen von *Aeschna cyanea*. Imm. ZEISS Komp.-Okul. 12,

Fig. 10. Chordotonalorgan am Vorderrand der Vorderflügelwurzel von *Chrysopa*; Flachschnitt. Obj. 6, Okul. 3.

Tafel 18.

Fig. 9. Rechter Vorderflügel von *Chrysopa perla*. Totalpräparat. Übersicht über die Innervierung und die Sinnesorgane. Die Chordotonalorgane der Adern mit \times bezeichnet. Sinneskuppelgruppe der Oberseite blau. Unterseite rot. Der tympanumartige Bezirk auf der Unterseite des Flügels ist durch Strichlinien angedeutet. Obj. 6, Okul. 3.

Fig. 11. Flachschnitt durch die Vorderflügelbasis von *Chrysopa vulg.*; Chordotonalorgan in dem Vorsprung. Imm. Okul. 3.

Fig. 12. Vorderflügel von *Chrysopa* nach ADOLPH, Sinneskuppelgruppe der Oberseite blau, Unterseite rot; Chordotonalorgane rot \times .

Fig. 13. *Chrysopa vulg.*, Flügelquerschnitt durch die Basis der Vorderrand-, Subcostal- und Radialader. Obj. 6, Okul. 3.

Fig. 14. Chordotonalorgan aus dem linken Flügel von *Eristalis florens*, Flachschnitt. Imm. Okul. 1.

Fig. 15. Basis des linken Vorderflügels von *Vespa rufa*, nach Totalpräparat. Obj. 3, Okul. 3.

Fig. 16. Basis des linken Vorderflügels von *Vespa rufa*; quer. zwei Gruppen von Sinneszellen. Obj. 3, ZEISS Komp.-Okul. 8.

Fig. 17. Sinneskuppel mit Sinneszelle von *Vespa pilosella*, aus einem Querschnitt durch die Basis des linken Vorderflügels. Imm. Okul. 1.

Fig. 18. Sinneskuppel mit Sinneszelle von *Eristalis florens*, Längsschnitt durch die Basis des linken Flügels. Imm. Okul. 1.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Studien zur Naturgeschichte der Protozoen.

VII. Untersuchungen über das Protoplasma und die Pseudopodien der Rhizopoden.

Von

Dr. Franz Doflein.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Mit Tafel 19—22 und 9 Abbildungen im Text.

Jedem, der sich mit Rhizopoden beschäftigt hat, werden die schönen Schilderungen von MAX SCHULTZE unvergeßlich sein, welche dieser Forscher von der Bewegung des Protoplasmas auf deren fein verzweigten Pseudopodien gegeben hat. Jeder, der von neuem diese wunderbaren Vorgänge studiert, wird mit Ergriffenheit empfinden, daß er hier einem der Grundphänomene des Lebens gegenübersteht. Diese regelmäßigen Bewegungen, welche einem bestimmten Ziele zuzustreben scheinen und doch so vollkommen an das Fließen einer leblosen Materie erinnern, umschließen ein Stück vom Rätsel des Lebens. Immer wieder wendet sich diesen Phänomenen die Aufmerksamkeit des Forschers zu, jede neue Methodik muß an ihnen erprobt werden; denn jeder Aufschluß, der uns durch ihre Erforschung zuteil wird, verspricht uns Erkenntnisse über das Wesen der lebenden Substanz.

So habe auch ich mich immer wieder mit diesen reizvollen und interessanten Erscheinungen beschäftigt, welche uns an den Pseudo-

podien vor allem der Foraminiferen des Meeres und des Süßwassers entgegentreten. Seit wir durch die Forschungen BÜTSCHLI's, welche RHUMBLER so erfolgreich fortgesetzt hat, wissen, daß das Protoplasma im wesentlichen flüssig ist, boten diese Pseudopodien der Foraminiferen ein neues Rätsel dar. Wir sehen sie oft zu einer Länge von mehreren Millimetern, ja oft auch von Zentimetern anwachsen, ohne daß ihr Breitendurchmesser dabei einige tausendstel Millimeter überschritte. Jeder Zoologe, dem das Leben im Tier die wichtigsten Probleme seiner Wissenschaft darbietet, mußte an diesem merkwürdigen Phänomen stutzen. Wir wissen, daß das Protoplasma aus Substanzen aufgebaut ist, welche auch in der anorganischen Welt vorkommen. Kein Bestandteil des Protoplasmas ist von anderer als anorganischer Herkunft. Wie wäre es dann möglich, daß eine solche Substanz sich nicht den elementaren Gesetzen der Physik fügte, welche alle anderen Flüssigkeiten beherrschen? Die Kräfte der Oberflächenspannung verhindern die Ausdehnung eines Flüssigkeitsfadens über eine gewisse Länge hinaus. Bei übermäßiger Dehnung zerreißt der Faden, nachdem er äußerst dünn geworden ist, in zahlreiche Stückchen, welche durch die Kräfte der Oberflächenspannung sofort zu kugeligen Tropfen zusammengezogen werden. Sollte dies beim Protoplasma nicht der Fall sein? Es ist tatsächlich der Fall; denn wenn wir mit zwei Nadeln einen Protoplasmatropfen zu einer gewissen Länge und Dünne ausziehen, so zerfällt er in zahlreiche Tröpfchen. Nur unter einer bestimmten Voraussetzung läßt sich ein Flüssigkeitstropfen zu einer beliebigen Länge und relativ sehr erheblicher Dünne zerdehnen. Das ist dann möglich, wenn die Flüssigkeit durch einen feinen Faden aus fester Substanz gestützt wird, also z. B. durch einen feinen Glasfaden, einen Draht oder dergleichen. Wollte man also das Vorkommen der langen fadenförmigen Pseudopodien der Rhizopoden erklären, so mußte man annehmen, daß in deren Achse eine feste Fibrille eingelagert sei. Auch war eine solche Annahme nötig, wenn man verstehen wollte, daß an einem Pseudopodium gleichzeitig zentripetale und zentrifugale Körnchenströmung abläuft (vgl. hierzu die Auseinandersetzung über die physikalischen Grundlagen im Schlußabschnitt dieser Arbeit). Diese Annahme ist auch längst von vielen Autoren gemacht worden, ja manche glaubten auch eine derartige Fibrille oder einen Achsenstrang gelegentlich beobachtet zu haben. Selbst MAX SCHULTZE hatte schon das Vorkommen einer festeren Achse aus gewissen Beobachtungen an den Pseudopodien von *Miliola* erschlossen. Ich hatte einen solchen

wiederholt früher gesehen und daher in den letzten Auflagen meines Lehrbuchs der Protozoenkunde bei der Beschreibung der Pseudopodien der Rhizopoden sein Vorhandensein mit Bestimmtheit angegeben. Es ist also nicht berechtigt, wenn z. B. LÜHE in LANG'S Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere die Pseudopodien der Foraminiferen als Pseudopodien ohne Achsenfaden beschreibt, wie das auch bis in die letzte Zeit andere Autoren tun. Nun ist es sicher eine Unterlassungssünde, daß ich bisher meine Beobachtungen über den Bau der Pseudopodien der Foraminiferen und ihrer Verwandten noch nicht ausführlicher publiziert habe, obwohl ich sie in zahlreichen Fällen an vielen verschiedenen Arten durchgeführt habe. Ich will daher jetzt dieses Versäumnis nachholen und meine älteren Beobachtungen im Zusammenhang mit einigen neueren Untersuchungen hiermit zusammenstellen.

Ich habe in den letzten Jahren das Protoplasma und die Pseudopodien bei einer großen Anzahl von Rhizopoden untersucht und mich dabei vielfach einer Methode bedient, welche die neuere mikroskopische Technik uns zur Verfügung gestellt hat. Wie viel größer würde das Entzücken der alten Naturforscher über den Anblick der Protoplasmaströmung wohl gewesen sein, hätten sie sie im Scheine der Dunkelfeldbeleuchtung studieren können. Mit den durch einen Paraboloidkondensor gerichteten Lichtstrahlen beleuchtet, erglänzen die Protoplasteileichen in einem geradezu magischen Glanz. Vielfach ist die flüssige Grundmasse des Protoplasmas vollkommen unsichtbar; aber die Körnchen, welche in ihr schweben und sich bewegen, schimmern und funkeln wie Leucht-kugeln. Je nach ihrer Substanz und der Dichtigkeit ihrer Struktur brechen sie die Lichtstrahlen in verschiedenem Maße und reflektieren sie mehr oder minder vollkommen von ihrer Oberfläche. So können sie in verschiedenfarbigem Lichte aufleuchten und während ihrer Wanderungen ihre Helligkeit und ihre Färbung ändern. Sind im Protoplasma feste Strukturen vorhanden, so wird in ihnen das Licht besonders stark gebrochen, wohl auch von ihrer Oberfläche unter Umständen vollkommen reflektiert. So entstehen die reizvollsten und eigenartigsten Bilder im Gesichtsfelde des Mikroskops und sind, solange das Protoplasma lebt, einem ständigen Wechsel unterworfen. Oft bildet auch die flüssige Masse des Protoplasmas einen schwach leuchtenden Hintergrund, vor welchem wie vor einem zarten Schleier die Bewegungen der glänzenden Körper sich abspielen.

I. Teil. Beobachtungen.

A. Beobachtungen an Foraminiferen.

Am reizvollsten gestaltet sich dieses Schauspiel an den verästelten, vielfach miteinander verschmelzenden und so oft komplizierte Netze bildenden Rhizopodien der Foraminiferen. Bei Untersuchung der gewöhnlichsten Arten des Mittelmeeres, welche uns in den Sendungen der Zoologischen Stationen von Triest und Rovigno in unseren binnenländischen Laboratorien stets zur Verfügung stehen, also z. B. bei *Polystomella crista*, *Rotalia*, *Miliola*, können wir beim Aufleuchten der Dunkelfeldbeleuchtung auf den ersten Blick die Achsenfäden erkennen, welche die feinen Pseudopodienstränge durchziehen (Taf. 19 u. 20 Fig. 1—7). Mitten durch die Achse jedes Protoplasmastranges erstreckt sich ein feiner Strahl, welcher von dem dunklen Hintergrunde sich hell leuchtend abhebt. Er macht fast den Eindruck, als sei er feiner Glasfaden, so glatt ist seine Oberfläche, so gleichmäßig seine Dicke, so schnurgerade sein Verlauf. Er stellt die Achse des Pseudopodiums dar und scheint sich in seiner Substanz absolut nicht zu verändern, während der Strom des flüssigen Außenplasmas an seiner Oberfläche hin und hergleitet. Bei den oben bezeichneten Foraminiferen verschwindet bei der Dunkelfeldbeleuchtung das klare, sehr durchsichtige Außenplasma vollkommen; aber die in ihm enthaltenen Körnchen leuchten in lebhaftem Licht. Sie machen fast den Eindruck, als bewegten sie sich frei in dem dunklen, leeren Raum des Gesichtsfeldes. Aber ihre Bewegung ist keine ungeordnete. Sie entfernen sich niemals weit von dem leuchtenden Achsenfaden; zwar dirigiert er nicht wie ein Lineal ihre Bewegung stets in Parallelen zu ihm; sie weichen oft in etwas gebogenen Linien von ihm ab. Nie aber entfernen sie sich weit von ihm.

Diese eigentümlichen Bilder sind der Ausdruck der Zusammensetzung der Foraminiferenpseudopodien aus zwei verschiedenen Substanzen. Der stabähnliche, gerade gestreckte Achsenfaden besteht aus einer anscheinend festen Substanz, welche das flüssige Protoplasma von außen wie ein Mantel umhüllt. Um die Beschreibung zu erleichtern, will ich in nachfolgendem die Substanz des Achsenfadens als *Stereoplasma*, die Substanz des Flüssigkeitsmantels als *Rheoplasma* bezeichnen. Wir werden sogleich sehen, daß

wir tatsächlich allen Grund haben anzunehmen, daß das Stereoplasma sich im festen Aggregatzustand befindet.

Die Ausstreckung der Pseudopodien bietet bei der Dunkelfeldbeleuchtung ein sehr eigenartiges Bild dar. Man sieht einen feinen Strahl stark leuchtender Substanz sich vollkommen geradlinig vorschieben. Manchmal geht dies ziemlich langsam vor sich, aber immer in sehr stetiger, gleichmäßiger Bewegung. Nicht selten streckt sich der Faden aber auch sehr rasch vor, man hat geradezu den Eindruck eines Aufschießens.

In der Regel sieht es aus, als schieße nur der Achsenstrang für sich allein auf. Der aus Rheoplasma bestehende Überzug desselben, welcher später bei gewöhnlicher Beleuchtung so gut sichtbar ist, scheint zu fehlen. Auf alle Fälle sind keine der leuchtenden Körnchen in der Umgebung des stereoplasmatischen Achsenstranges erkennbar; sie treten erst nach einiger Zeit auf und lassen dann die Strömungserscheinungen im Rheoplasma erkennen. Es ist nun die Frage, ob etwa beim Aufschießen des Pseudopodiendes der Achsenfaden als nacktes Gebilde auftritt oder ob er von vornherein mit einer dünnen Schicht körnchenfreien Rheoplasmas überzogen ist. Mir scheint das erstere wahrscheinlicher, wie sich aus der Schilderung der sonstigen Beobachtungen ergeben wird.

Ich habe die Pseudopodien mit solchen feinen, geradlinigen Strahlen, welche oft fast wie Telegraphendrähte aussehen, sowohl direkt von den Poren der Schale als auch von Protoplasmaanhäufungen außerhalb derselben aufschießen sehen. In der Regel geschieht es von solchen Protoplasmaansammlungen aus, wie sie sich an den Schalenmündungen und auf dem Pseudopodiennetz zu bilden pflegen. Es ist aber hervorzuheben, daß offenbar sehr geringe Mengen von Protoplasma genügen, um ein weit ausgedehntes, reichlich verzweigtes Pseudopodiennetz herzustellen. Vor allem in peripheren Regionen solcher Pseudopodiennetze sind größere Ansammlungen von Rheoplasma meist sehr selten. Sie treten besonders um ergriffene Nahrungskörper auf oder dann, wenn eine größere Partie des Pseudopodiennetzes auf einen Reiz hin in rückläufige Bewegung eintritt. Auch die kleinen dreieckigen Protoplasmaegebilde, welche erfahrungsgemäß an der Verzweigungsstelle der Pseudopodienästchen auftreten, zeigen sich an vorwärtsströmenden Pseudopodien noch nicht oder in sehr schwacher Entwicklung.

Das Wachstum der Pseudopodien erfolgt durch Vermittlung des Rheoplasmas; man sieht am Achsenfaden einen Tropfen flüssigen

Protoplasmas nach vorn wandern. Ist er am Vorderrande angelangt, dann schießt aus ihm ein neuer Achsenfaden auf. Im Momente des Vorschießens einer neuen Spitze erfolgt ein Rückströmen des umgebenden Rheoplasmas, ein weiteres Anzeichen, daß solches nicht mitgenommen wird, sondern daß der Achsenfaden nackt vorstößt (Taf. 19 Fig. 2a).

Die Verzweigungen der Pseudopodien erfolgen so gut wie ausschließlich durch dichotome Spaltungen. Am Ende eines Pseudopodiums oder noch häufiger in einiger Entfernung vom Vorderende bildet sich, meist mit dem letzteren einen sehr spitzen Winkel einschließend, ein Seitenzweig. Auch dieser schießt ganz geradlinig auf und bleibt stets in den ersten Sekunden vollkommen geradlinig (Taf. 19 Fig. 1, 2, 3, 5). Dabei sieht der vorgetriebene Achsenstrang vollkommen glatt und gleichmäßig aus. Manchmal hat er zunächst ein stumpfes Ende. Doch fast immer sieht man ihn bei den von mir beobachteten Foraminiferen sich an seinem vorderen Ende so fein zuspitzen, daß letzteres für die besten mir zur Verfügung stehenden optischen Hilfsmitteln unsichtbar wird. Oft kann man beobachten, daß ein Pseudopodium von einer bestimmten Stelle an in einem scharfen Winkel abgeknickt ist. Man kann direkt verfolgen, daß ein solches Bild entsteht, indem vom vorigen Ende eines Pseudopodiums der neue Achsenfaden in einem Winkel zur bisherigen Richtung aufschießt. Das setzt feste Beschaffenheit des Achsenfadens und eine Verklebung des vorläufigen Endes voraus (Taf. 19 Fig. 4 u. 6).

Die Geradlinigkeit mancher oft sogar sehr langer Pseudopodienstrecken (bis zu $1\frac{1}{2}$ cm und mehr von mir beobachtet) und die spitzen Winkel, unter welchen die Verzweigungen stattfinden, sind für das Gesamtbild des ganzen Pseudopodiennetzes der Foraminiferen von ausschlaggebender Bedeutung. Bei Betrachtung der schon vor 60 Jahren veröffentlichten Abbildungen von MAX SCHULTZE erkennt man sofort an der absolut richtigen Darstellung dieser Verhältnisse, welche damals noch keinerlei theoretische Bedeutung besaßen, ein wie guter Beobachter dieser Klassiker der Protoplasmaforschung gewesen ist.

Die Art des Wachstums der Pseudopodien zeigt uns auf das deutlichste, daß immer neues Stereoplasma aus dem Rheoplasma entstehen muß. Die zentimeterlangen, geradegestreckten Pseudopodien mancher Arten können unmöglich aus dem kleinen Quantum von Stereoplasma entstanden sein, welches bei der Bildung der ersten

Pseudopodienspitzen aus dem Protoplasmaleib hervortrat, oder auch nur aus ihm ihre Achsenfäden aufgebaut haben. Bei der Beobachtung der Pseudopodien sieht man ja beständig vom Körper des Tieres aus neues Rheoplasma nachfließen; es strömt oft, die Stränge des Netzwerkes stark verdickend, auf dem letzteren vorwärts, so gleichsam den Spitzen immer neue Reserven nachführend.

Es ist aber weder die Geradlinigkeit noch die Spitzwinkligkeit der Pseudopodienenden eine ausnahmslose Erscheinung. An den Enden vorstrebender Achsenfäden erkennt man in manchen Fällen in stumpferem Winkel, ja selbst senkrecht oder nach rückwärts abgespreizte Verzweigungen. Diese sind in der Regel ziemlich kurz und meist besonders fein und zart (Taf. 19 Fig. 3 u. 5, Taf. 21 Fig. 17). Auch sieht man in manchen Fällen die äußersten Enden der sich vorschiebenden Achsenfäden Krümmungen ausführen (Taf. 19 Fig. 1 u. Fig. 6).

Um diese Vorgänge richtig zu verstehen, müssen wir die Entstehungserscheinungen der Achsenfäden an den Pseudopodienspitzen noch etwas genauer beschreiben. Die feinsten sich vorschiebenden Enden können zweierlei Schicksale haben. Während ein Achsenfaden entsteht, muß nach meinen Beobachtungen seine vorderste Spitze klebrig sein. Man sieht sie nämlich häufig, unmittelbar nachdem sie aufgeschossen ist, mit der Unterlage, also entweder mit dem Deckgläschen oder mit dem Objektträger, verkleben. Die Verklebung erfolgt meistens an dem zur äußersten Zartheit ausgezogenen Vorderende, doch habe ich in manchen Fällen auch eine knopfartige Verdickung desselben beobachtet, welche die Anheftung vermittelte. Dann und wann sah es aus, als sei das vorderste Ende des Achsenfadens umgebogen und gleite auf der Unterlage entlang, bis die Festheftung erfolgte. In der Regel vollzieht sich die Befestigung an der Unterlage in einer sehr eigentümlichen Weise. Während das Vorderende noch vorwärtsstrebt, bilden sich an seinen beiden Seiten kurze und feine Strahlen, welche sofort mit der Unterlage verkleben. Während sie sich bilden, also am vorwärtsstrebenden Vorderende, stehen sie zu diesem in einem sehr spitzen Winkel und sind selbst mit ihrer Spitze nach vorn gerichtet (Taf. 19 Fig. 5). Weiter nach rückwärts kann dieser Winkel stumpfer, ein rechter oder gar größer als ein solcher werden, so daß solche Nebenstrahlen nach rückwärts im Verhältnis zur Bewegungsrichtung des Pseudopodiums gerichtet sind (Taf. 19 Fig. 3, Taf. 21 Fig. 17). Solche Anheftungsästchen treten vor allem bei solchen Achsenfäden auf,

deren Wachstum infolge von Erschöpfung der Substanz sich seinem Ende nähert. Die im rechten Winkel abstehenden oder nach rückwärts gerichteten Seitenstrahlen verdanken diese Stellung zum Hauptachsenfaden offenbar dessen Vorwärtsbewegung. Nach ihrer Entstehung klebte ihre Spitze sogleich fest; während der fortgesetzten Vorwärtsbewegung des Hauptachsenstranges wurde ihre Basis noch etwas nach vorn gezogen. Dabei werden sie selbst vielfach noch etwas gedehnt, ja in manchen Fällen reißen sie auch ab. Es ist klar, daß diese Art der Befestigung auf der Unterlage für die Bewegungsweise der Foraminiferen von großer Bedeutung ist. Mit Hilfe von solcher Verklebung können sie an senkrechten und überhängenden Gegenständen entlang kriechen, ohne der Gefahr ausgesetzt zu sein, infolge des Gewichtes der Schale oder aufgenommenener Nahrungskörper herabzufallen. So können sie auch an den glatten Glasscheiben neuer, frisch geputzter Aquarien emporkriechen, was ja Foraminiferen nach der Einbringung ins Laboratorium sofort zu tun beginnen.

Klebt aber das Ende eines Achsenstranges nicht sofort an, so kann man an ihm sehr eigenartige Erscheinungen beobachten. Während die Spitze durch das freie Wasser sich vorschiebt, führt sie eigenartige, gleichsam tastende Bewegungen aus. Es sind solche Bewegungen, wie man sie als „nutierende“ zu bezeichnen pflegt. Das Ende des Achsenstranges ist dann leicht gekrümmt, kann sich stärker krümmen und gerader strecken. Die Bewegungen werden so ausgeführt, daß sie etwa auf der Oberfläche eines Kegelmantels erfolgen. Oft erfolgen die Bewegungen auch in einer Ebene, als sogenannte Pendelbewegungen (Taf. 19 Fig. 6 rechts). Auch eigenartige Zitterbewegungen sind erkennbar. Sie hören plötzlich auf, sobald die Spitze eine Unterlage berührt und mit ihr verklebt. Dann wird mit einemmal der Achsenstrang starr und gerade. Es scheint aber, daß nicht immer die Spitze des Achsenfadens zur Verklebung mit der Unterlage gelangt. Wahrscheinlich unterbleibt dies, wenn die Spitze des Achsenfadens vor der Berührung einer festen Unterlage schon erhärtet ist.

Bei den frei vorstoßenden Pseudopodien-Enden kann man fernere Beobachtungen von größtem Interesse machen. Die Spitze bleibt leicht auch an einem beweglichen Objekt haften, also z. B. an einem kleinen Infusor oder Flagellat. Dann kann es vorkommen, daß das Ende des Achsenstranges sehr lebhaft hin und her gezerrt wird. Unter Umständen wird er dann im Winkel abgeknickt oder gar

zerbrochen; es sind dies wichtige Anzeichen für den festen Zustand des Stereoplasmas.

Die Anastomosen der Pseudopodien, welche zur Bildung der Pseudopodiennetze der Foraminiferen führen, kommen auf folgende Weise zu stande; von einem Pseudopodium schießt ein neuer Achsenfaden auf und verklebt mit einem Nachbarpseudopodium und zwar, wie es scheint, mit dessen Achsenfaden. Auch hier sieht man zuerst den nackten Strahl, dann wandert auf ihm das Rheoplasma hinüber und verschmilzt mit jenem des Nachbarpseudopodiums.

Wir haben vorhin erwähnt, daß beim Vorwärtsströmen der Pseudopodien immer neue Achsenstränge, also immer neues Stereoplasma, aus Rheoplasma sich bildet. Diese Bildung erfolgt immer in Absätzen. Niemals sieht man einen der oft sehr langen Pseudopodienstränge in seiner ganzen Ausdehnung mit einem Ruck entstehen. Auch habe ich den Eindruck, als fände immer nach Bildung eines nicht all zulangen, geraden Stückes eine Anheftung an der Unterlage statt. • Von der Anheftungsstelle findet dann das Weiterwachsen des Pseudopodiums statt; vielfach entspringt auch von einer solchen Festheftungsstelle eine Verzweigung des Pseudopodiums; wir brauchen also nicht anzunehmen, daß bei sehr langen, geraden Strecken des Pseudopodiums der feine Achsenstrang dem ganzen Druck der ihn überziehenden Schicht von Rheoplasma ausgesetzt ist. Es würde dies wohl physikalisch unmöglich sein, ohne daß eine Formveränderung, eine Verbiegung des, wie wir ja gesehen haben, elastischen Achsenstranges eintrete.

Daß die Achsenstränge durch den Zug der Rheoplasimahülle nicht immer wieder in das Innere des Zelleibes zurückgepreßt werden, hat wohl zum Teil in den Verklebungen an der Unterlage, zum Teil auch wohl darin seine Ursache, daß die ersten sich bildenden Pseudopodien ein Widerlager an der Schale des Tieres finden.

Wie wir durch die Beobachtung feststellen können, daß bei der Ausstreckung der Pseudopodien neues Stereoplasma aus Rheoplasma sich bildet, so müssen wir auch annehmen, daß bei der Einziehung der Pseudopodien sich Stereoplasma in Rheoplasma zurückverwandelt. Werden Pseudopodien langsam zurückgezogen, so können wir bei der Dunkelfeldbeleuchtung tatsächlich beobachten, daß der Achsenfaden verschwindet und daß seine Substanz mit dem Rheoplasma zurückfließt. Man hat den Eindruck, daß ein Lösungsvorgang vor sich geht, welcher sehr schnell abläuft. Die starke Lichtbrechung hört auf, der Achsenfaden biegt sich und verschwindet

plötzlich vollkommen. Dann erfahren die betreffenden Pseudopodien eine ganz plötzliche Verbiegung und Zusammenfaltung. Sie schrumpfen zusammen, wobei im Rheoplasma an ihrer Oberfläche oft Falten auftreten. Ganz mit Recht haben die alten Darsteller nur an solchen Stellen gekrümmte Linien in die Rhizopodien eingezeichnet, wo sie in der Rückzugsbewegung begriffen dargestellt wurden. Vorwärtstrebende Pseudopodien zeigen nur dann krummen Verlauf, wenn sie jene nutierenden Bewegungen ausführen. Krumme Linien kommen bei ihnen also nur an ihren äußersten Enden vor. Bei sich zurückziehenden Pseudopodien dagegen können Krümmungen auf weiten Strecken ihres Verlaufes auftreten; ja man sieht normalerweise solche Krümmungen immer näher an den eigentlichen Körper des Foraminifers heranrücken. Wenn Pseudopodien sich zurückziehen, so löst sich nämlich allmählich in ihrem ganzen Verlauf die Verklebung mit der Unterlage. Auch aus diesem Verhalten schließe ich, daß die Verklebung tatsächlich mit dem erhärtenden Ende des vorher flüssigen oder weichen Achsenfadens erfolgt ist. Mit der Auflösung des Achsenfadens erfolgt beim Zurückströmen auch die Lösung der Verklebungsstelle (Taf. 20 Fig. 7).

Erfolgt die Zurückziehung von Foraminiferen-Pseudopodien sehr plötzlich, so zeigen sich an ihnen Vorgänge, welche für unsere Betrachtungen von großer Bedeutung sind. Solche plötzliche Zurückziehung findet auf starke Reize hin statt. Jedermann, der mit Foraminiferen gearbeitet hat, weiß, daß die meisten Arten, wenn sie an der Glaswand des Aquariums emporgekrochen sind, bei Erschütterung ganz plötzlich abfallen. Bei diesem Vorgang muß also die Verklebung einer großen Anzahl von Pseudopodien sich ganz plötzlich gelöst haben. Ja, nach meinen Beobachtungen scheint es, als ob dabei noch etwas weiteres in Betracht käme.

Wenn ich nämlich schön ausgestreckte Pseudopodiennetze, während ich sie bei Dunkelfeldbeleuchtung beobachtete, plötzlich reizte, dann erfolgte die Zurückziehung des Rheoplasmas so plötzlich, daß das Stereoplasma nicht mitgenommen werden konnte. Offenbar konnte es nicht rasch genug gelöst werden. Man sah die Tröpfchen des Rheoplasmas rasch zentralwärts davongleiten; es wurden ihrer immer weniger. Schließlich blieb ein nacktes Netzwerk von Stereoplasma zurück. In einigen Fällen sah ich ein solches schließlich nur mehr durch einen einzigen Stereoplasmafaden mit dem Plasmahäufchen an der Schale des Tieres verbunden. Auf diesem glitten noch ein paar letzte Rheoplasmatröpfchen, wie es die Fig. 7, Taf. 19

zeigt, zurück. Schließlich riß die letzte Verbindung, und das Netzwerk des nackten Stereoplasmas blieb isoliert für sich zurück (Taf. 20 Fig. 7a). Noch stundenlang konnte ich es im Gesichtsfeld beobachten, wobei zunächst nur diejenigen Veränderungen sich steigerten, welche schon im Anfang der Beobachtung sich bemerkbar gemacht hatten. Offenbar hatte bei der raschen Zurückziehung des Rheoplasmas der Auflösungsvorgang des Stereoplasmas wenigstens angefangen gehabt. Es hatten sich nämlich zahlreiche Achsenfadenenden von der Unterlage losgelöst. Viele Achsenfäden hatten sich verbogen, ihre Dicke war nicht mehr so gleichmäßig wie vorher, und in ihrer Gesamtheit boten sie das Bild eines etwas wirren Geflechtes (vgl. Taf. 20 Fig. 7a). Viele der Fäden haben sich bei der Loslösung wohl infolge ihrer Elastizität zum Teil sehr stark gekrümmt. Auch kann man die Tatsache, daß die Fäden wieder klebrig geworden sind, daraus erschließen, daß Bakterien und kleine Partikel an ihnen hängen bleiben. Nach einigen Stunden zerfallen die Reste der Achsenfäden zu einer körneligen Masse.

Solche nackt zurückgelassene Stereoplasmanetze habe ich bei *Rotalia*, *Peneroplis* und *Miliola* beobachtet. Bei einem Individuum der letzteren Gattung wurde es z. B. einmal abgerissen, nachdem sich in der Peripherie des Pseudopodiennetzes ein Infusor gefangen hatte. In allen Fällen sah das Gewirr der Fäden wie ein mikroskopisches Spinngewebe aus. Man konnte an den gespannten Fäden manchmal ein Schwingen und Zittern bemerken, welches bei Wasserbewegung durch ein vorbeischwimmendes Infusor verursacht war und vollkommen wie das Beben eines Spinnennetzes im Windhauch wirkte. Solche Bewegung zeigte sich natürlich nur an zwischen zwei Anheftungsstellen ausgespannten Strecken der Achsenfäden und konnte manchmal auch bei deren Neubildung beobachtet werden.

Nachdem ich die stereoplasmatischen Achsenfäden bei der Dunkelfeldbeleuchtung, wo sie so scharf sich abheben, sicher erkannt hatte, lernte ich sie auch bei gewöhnlicher Beleuchtung sehen. Das ist aber nicht immer möglich. Aber zurückgebliebene, vom Rheoplasma verlassene Stereoplasmanetze habe ich wiederholt bei gewöhnlicher Beleuchtung gesehen.

Der Durchmesser der Achsenfäden beträgt bei *Peneroplis* und *Miliola* bis zu etwa $0,8 \mu$. Doch sind sie oft noch viel dünner. Das gilt besonders für die Fadenenden und die Klebfäden.

B. Die Pseudopodien von Heliozoen und ihren Verwandten.

Die Heliozoen und Radiolarien sind Protozoen, bei denen man schon lange das Vorkommen von Achsenfäden in den Pseudopodien angibt. Ihre Pseudopodien werden daher auch vielfach als Axopodien bezeichnet. Aber auch bei diesen Formen sind die Achsenfäden meist nur undeutlich und mit Mühe wahrnehmbar, wenn man nicht die Dunkelfeldbeleuchtung anwendet, bei welcher sie sofort in voller Klarheit hervortreten.

Die Pseudopodien der Heliozoen sind stets unverzweigt. Sie zeigen eine auffallende Starrheit und sind vor allem bei den kleineren Formen sehr dünn und fein. Ich habe sie zunächst bei *Acanthocystis turfacea* untersucht, bei welcher Art die Achsenfäden noch viel gleichmäßiger und homogener gebaut erscheinen, als bei den Foraminiferen. Im Dunkelfeld leuchten sie nicht so grell auf, wie die Achsenfäden der Foraminiferen, sondern haben einen matten, milchigen Glanz. Auch sie können mit der Unterlage verkleben, was aber infolge der Lebensweise ihrer Träger seltener der Fall ist. Man findet sie ja meistens im Wasser schwebend, oder vielmehr auf Diatomeenrasen ruhend, mit deren Bestandteilen sie aber nicht verkleben. Es kommt auch gelegentlich vor, daß sie an der Glaswand eines Aquariums mit den Spitzen der Pseudopodien festhaften.

Beim Ausstrecken eines Pseudopodiums erfolgen entsprechende nutrierende Bewegungen, wie ich sie für die Pseudopodienenden der Foraminiferen beschrieben habe. Vielfach sind diese Bewegungen aber viel ausgesprochener und ausgiebiger als bei den Foraminiferen. Man sieht oft ganze Partien nebeneinander befindlicher Pseudopodien gleichmäßig nach derselben Seite umgebogen (Fig. 8, Taf. 20). Die Achsenfäden sind bei dieser Form offenbar sehr elastisch, denn man sieht sie sehr starke Biegungen ausführen, um ziemlich rasch wieder zum geradlinigen Verlauf zurückzuschnellen. Da die Achsenfäden aber so sehr dünn sind, so hat der Widerstand des Wassers einen starken Einfluß auf ihre Bewegungen. In bewegtem Wasser führen sie infolgedessen nicht selten undulierende Bewegungen aus, welche direkt an die Bewegungen von Geißeln erinnern.

Auch bei den Pseudopodien von *Acanthocystis* ist der in Bildung begriffene Achsenstab in seiner Spitzenregion klebrig. Man sieht

sehr häufig, daß an ihm kleinste Flagellaten und Bakterien hängen bleiben. Werden lebhaft bewegliche Flagellaten gefangen, so können durch deren Bewegungen die Achsenfäden sehr stark verbogen werden (Taf. 20 Fig. 8). Dabei werden oft stark bogenförmige, ja manchmal selbst spiralige Formen angenommen. Ist das angeklebte Tierchen nicht so kräftig, daß es sich losreißen kann, so genügt stets die Elastizität des Achsenfadens, um ihn wieder gerade zu biegen. Das war wenigstens in allen von mir beobachteten Fällen festzustellen.

Die Klebrigkeit der Achsenfäden spielt offenbar eine wesentliche Rolle bei der Ernährung dieser kleinen Heliozoenarten. Ich sah vor allem häufig Bakterien an ihnen hängen bleiben. Schwimmt ein Bacterium in der Nähe eines Achsenfadens vorbei, so kann man nicht selten beobachten, daß jener sich dem kleinen Organismus zuneigt (Taf. 20 Fig. 13 b). Die Annäherung geschieht ohne Verbiegung des Achsenfadens; dieser macht vielmehr in seiner ganzen Länge eine Winkelbewegung auf das Bacterium zu, welches meist sofort an ihm haften bleibt. Diese Bewegung macht den Eindruck eines rein mechanischen Vorganges; es sieht aus, als werde die zarte Bildung des Achsenfadens von der Masse des Bakterienkörpers angezogen. Es scheint mir nicht notwendig, zur Erklärung des Vorganges eine chemische Beeinflussung beider Körper anzunehmen. Ist das Bacterium am Achsenstab angeklebt, dann sieht man es bald an dessen Oberfläche entlang dem Körper des Tieres zugleiten.

Dabei wird es von Rheoplasma umschlossen; denn solches überzieht auch die zartesten und feinsten Pseudopodien von *Acanthocystis* kurz nach ihrer Entstehung. Man kann dies deutlich an der Strömung der leuchtenden Körnchen erkennen, welche auch hier im Rheoplasma vorhanden sind, wenn auch in viel geringerer Zahl als bei den Pseudopodien der Foraminiferen. Die Rheoplasmahülle ist bei *Acanthocystis* von äußerster Feinheit und sehr schwer nachzuweisen. Wahrscheinlich ist auch hier bei der Ausstreckung der Achsenstab nackt.

Auch bei *Acanthocystis* lassen sich sowohl beim Ausstrecken als auch beim Einziehen der Achsenfäden einige Erscheinungen von besonderem Interesse nachweisen. Beobachtet man ein Pseudopodium bei der Ausstreckung, so kann man vielfach an seinem Ende eine eigenartige Struktur erkennen. Es geht nämlich hier der einheitliche Achsenfaden in ein kleines bläschenartig aussehendes Gebilde

über. Es handelt sich offenbar um ein Tröpfchen noch flüssigen Rheoplasmas. Im Dunkelfeld erkennt man deutlich die sehr feine, leuchtende Kontur dieses Bläschens. Der im Innern befindliche, offenbar vollkommen homogene Inhalt verschwindet im Dunkelfeld; man sieht einen schwarzen Raum, umgrenzt von einer feinen leuchtenden Umrißlinie. Wenn das Wachstum des Achsenfadens aufhört, pflegt dieses Bläschen zu verschwinden. Ich nehme an, daß dann der letzte Rest flüssigen Plasmas, aus welchem der Achsenfaden sein Wachstum bestritt, aufgebraucht ist (Taf. 20 Fig. 8, Fig. 13a u. c).

Da die Achsenfäden normalerweise nicht an der Unterlage ankleben, konnte ich auch ein absatzweises Wachstum, wie ich es oben für die Achsenfäden der Foraminiferen geschildert habe, bei *Acanthocystis* nicht beobachten. Daß aber etwas Ähnliches vorkommen kann, darauf wiesen mich einige Beobachtungen hin. Ich konnte nämlich an noch in der Ausstreckung befindlichen Achsenstäben manchmal in einiger Entfernung hinter dem Vorderende Körnchen oder wohl eher Tröpfchen, ähnlich jenen Endtröpfchen, beobachten. An den Stellen, an denen sie, genau in die Achse des Fadens eingestellt, vorkamen, ließ sich eine Unterbrechung des Achsenfadens erkennen (Taf. 20 Fig. 13c).

Wenn die Pseudopodien bei *Acanthocystis* eingezogen werden, so verschwinden die Achsenfäden sehr rasch und, wie es scheint, spurlos. Verfolgt man den Vorgang etwas genauer, so sieht man zuerst an der Spitze, dann etwas hinter derselben ähnliche Blasen auftreten, wie wir sie an der Spitze des sich bildenden Pseudopodiums schon beschrieben haben. Der vorher einfache, stark leuchtende Strang wird auf einmal doppelt konturiert. Die Konturen weichen auseinander, mehrere benachbarte Blasen fließen zusammen, und es entsteht ein langgestrecktes, schlauchförmiges Gebilde, welches sich rasch gegen die Basis des Pseudopodiums vergrößert. Wo es auftritt, verschwindet der Achsenfaden. Zu gleicher Zeit wird das ganze Gebilde von der Spitze her immer kürzer; indem es dabei etwas breiter wird, wird es ziemlich rasch an den Körper des Heliozoons herangezogen (Taf. 20 Fig. 10).

Wenn ich mir den Ablauf dieser eigenartigen Vorgänge gegenwärtige, so sehe ich für sie nur eine Erklärungsmöglichkeit. Der vorher starre und feste Achsenfaden wird verflüssigt. Seine Substanz teilt sich dem umgebenden Rheoplasma mit und tritt wohl an dessen Oberfläche. Dabei wird offenbar das Volumen des ganzen Gebildes vergrößert. Die unregelmäßigen Umrißlinien des ganzen

Gebildes sind durch seine amöboide Beweglichkeit verursacht; rasch fließt die in ihrer Gesamtheit verflüssigte Substanz dem Körper des Heliozoons zu. Es erscheint mir durchaus möglich, daß dabei eine Verstärkung der Oberflächenschicht des ganzen Pseudopodiums erfolgt, wohl indem Substanzteilchen, welche von dem Achsenfaden herrühren, durch Spannungsdifferenzen an die Oberfläche gepreßt werden.

Da der Achsenfaden vorher die Eigenschaften eines festen Stabes besaß und diese bis zu einem gewissen Grade auf das ganze Pseudopodium übertrug, da letzteres aber dann in seiner gesamten Substanz in offenbar flüssigem Zustand dem Gesamtkörper wieder zuströmt, so muß der Achsenfaden wiederum aus dem festen und dem flüssigen Zustand übergeführt worden sein.

In dieser Auffassung bestärkt mich eine Reihe weiterer Beobachtungen. Wiederholt konnte ich sehen, daß Endstückchen des Achsenfadens beim Einfangen von Nahrungsobjekten direkt abbrechen. Man sah sie dann geradlinig in deutlich wahrnehmbarem Winkel abknicken, so daß eine Unterbrechung des Zusammenhanges zwischen dem Endstückchen und dem Hauptteil des Achsenfadens bemerkbar wurde. Solche abgeknickte Endstückchen werden meist sehr bald vom Strome des Rheoplasmas erfaßt und gleiten am Achsenfaden entlang zurück. Auf diesem Wege kann man sie jedoch nicht lange verfolgen; denn nach kurzer Zeit verschwinden sie, offenbar einem Lösungsvorgang unterliegend. Kurz vorher sieht man sie noch als deutliche stark leuchtende Stäbchen parallel dem Achsenfaden sich langsam bewegen. Dann treten an ihre Stelle einige leuchtende Punkte und feinste Linien auf, worauf sie ganz plötzlich spurlos verschwunden zu sein scheinen.

Die meisten dieser Beobachtungen habe ich an einer relativ großen Form von *Acanthocystis turfacea* gemacht, welche durch symbiotische Algen grün gefärbt war. In der gleichen Kultur fanden sich auch nur etwa ein Drittel so große, farblose Individuen mit im übrigen übereinstimmenden Merkmalen. An deren ganz außerordentlich feinen Pseudopodien konnte ich die gleichen Vorgänge wahrnehmen.

Ähnliche Erscheinungen traten mir auch an den Pseudopodien einer *Nuclearia* (*N. delicatula* G.) entgegen. Bekanntlich haben manche Forscher gezögert, diese Gattung den Heliozoen anzugliedern. Es dürfte aber wohl bei genauerer Untersuchung mit Sicherheit festgestellt werden, daß sowohl *Nuclearia* als auch *Vampyrella* und

Arachnula echte Heliozoen sind, wenn sie auch durch ihre Lebensweise in manchen Punkten von den typischen Formen abweichen. *Nuclearia* beobachtet man meistens auf einer Unterlage ruhend; um den kugligen Körper sieht man als konzentrischen Kreis eine Anhäufung von Fremdkörpern auftreten. Es sind dies allerhand kleine Partikeln des Detritus und vor allem Bacterien. Sie alle kleben an einer meist vollkommen durchsichtigen Hülle fest, welche die *Nuclearia* bald nach ihrer Festheftung um sich herum ausscheidet. Sie besteht wohl aus einer sehr zarten Gallerte; über sie und ähnliche Bildungen bei Protozoen gedenke ich ein andermal zu berichten. Nach einiger Zeit beginnt die *Nuclearia* nach allen Seiten sehr feine und zarte Pseudopodien auszusenden. Durch sie nimmt das Tier bald das typische Aussehen eines Sonnentierchens an (Taf. 20 Fig. 11).

Die Pseudopodien von *Nuclearia* sind im Verhältnis zur Körpergröße des Tieres von auffallender Länge. Dadurch sowie durch einige andere Eigenschaften zeigen sie eine große Ähnlichkeit mit den Pseudopodien der Foraminiferen. Doch habe ich an ihnen während ihrer Ausstreckung niemals Verzweigung beobachtet.

Bei ihrer Bildung sieht man zunächst einen spitz kegelförmigen Fortsatz des Protoplasmakörpers die Gallerthülle durchbrechen. Nach seinem ganzen Aussehen besteht er offenbar aus Rheoplasma. Kurz nach der Durchbrechung der Gallerthülle schießt aus ihm aber ein feiner Strahl auf. Bei der Untersuchung im Dunkelfeld erweist sich dieser als ein stereoplasmatischer Achsenfaden. Auch hier wächst er unter nutierenden Bewegungen in das umgebende Wasser vorwärts. Wächst er nach oben oder schief zur Seite, so führt er oft längere Zeit diese Bewegungen aus, bis sich an ihn ein Bacterium oder ein kleines Flagellat fängt, welches unter Auflösung des Achsenfadens in ähnlicher Weise wie bei der *Acanthocystis* in den Körper befördert wird. Auch hier überzieht die Oberfläche des Achsenfadens eine Schicht von Rheoplasma, in welcher meist zahlreiche stark lichtbrechende Körnchen auftreten, an denen man deutlich die Erscheinungen der Körnchenströmung beobachten kann. Die Menge des Rheoplasmas ist hier erheblicher als bei *Acanthocystis* und erinnert mehr an die Verhältnisse bei den Foraminiferen (Taf. 20 Fig. 11).

An einem frei vorgeströmten Achsenfaden kann man ähnliche Verbiegungen (Taf. 20 Fig. 11) und Elastizitätserscheinungen beobachten, wie wir sie für die verschiedenen besprochenen Organismen schon erwähnt haben. Bei der Zurückziehung der Pseudopodien treten oft

größere Ansammlungen von Rheoplasma am Umkreis des Körpers auf. Diese haben meist zipfelförmige Gestalt und bestehen aus körnerreichem Protoplasma, in welchem oft auch Vacuolen auftreten. In ein solches zipfelförmiges Pseudopodium fließt oft die Substanz mehrerer benachbarter Pseudopodienfäden zusammen. Es kann daher während dieser Vorgänge leicht der Eindruck entstehen, als kämen bei dieser Art verzweigte Pseudopodien vor (Taf. 20 Fig. 12 a u. b).

Von besonderem Interesse ist schließlich die Tatsache, daß bei *Nuclearia* diejenigen Pseudopodien, welche die Unterlage berühren, mit ihr verkleben. Es liegen also bei ihr offenbar auch in dieser Beziehung ähnliche Verhältnisse wie bei den Foraminiferen vor. Aus dieser Verklebung mit dem Untergrund erklärt sich offenbar das Auftreten bei aller Zartheit so auffallend langer Pseudopodien bei dieser Art.

Ganz ähnlich sind die Pseudopodien von *Vampyrella* beschaffen; doch hat dieser Organismus eine eigenartige, komplizierte Bewegungsfähigkeit, indem er verschiedene Pseudopodienformen hervorzubringen vermag. Auf diese hoffe ich an anderer Stelle eingehen zu können, im Zusammenhang mit sonstigen Beobachtungen über Bau, Lebensweise und Vermehrung dieses eigenartigen Organismus, welche ich seither machen konnte. Im gegenwärtigen Zusammenhang sei nur hervorgehoben, daß ich bei *Vampyrella* auch Achsenfäden der Pseudopodien, deren Elastizität, Biegungen, Abbrechen usw. in genau derselben Weise wie bei *Nuclearia* beobachtete.

C. Die Axopodien von *Actinosphaerium eichhorni* und *Actinophrys sol.*

Am längsten sind die Achsenfäden in den Pseudopodien bei *Actinosphaerium* bekannt, bei welchem man sie schon bei schwachen Vergrößerungen und bei gewöhnlicher Beleuchtung leicht erkennen kann. Merkwürdigerweise sehen sie bei Dunkelfeldbeleuchtung ganz anders aus als diejenigen der kleinen Heliozoen und der Foraminiferen. Man sieht bei ihnen keinen dünnen, stark leuchtenden Zentralfaden, sondern ein stärkeres, glasig aussehendes Gebilde. Dieser Achsenstrang ist an der Basis des Pseudopodiums dicker als an dessen Ende. Im Dunkelfeld ist er seitlich von zwei feinen hellen Linien begrenzt. Auch im Innern seiner Substanz glaubt man parallele Linien wahrzunehmen, was eventuell auf seine Zusammensetzung aus mehreren stabförmigen Gebilden hinweisen könnte (Taf. 20 Fig. 15). Auch hier erblicken wir ohne weiteres den Rheo-

plasmaüberzug, der an seinen gleichmäßigen kleinen Körnchen erkennbar ist. An ihm sind bekanntlich die Strömungserscheinungen leicht wahrzunehmen. Zum Unterschied von den bisher betrachteten Formen zeigt aber das Rheoplasma von *Actinosphaerium* im Dunkelfeld auch eine sehr feine, gleichmäßige, leuchtende Außenkontur. Wir können also annehmen, daß das Protoplasma hier an seiner Außenseite von einer dichteren Zone begrenzt ist, von einer allerdings sehr feinen Plasmahaut (Taf. 20 Fig. 15, Taf. 21 Fig. 16).

Der Achsenstab läuft nach vorn sehr spitz zu. Um ihn zeigt das Rheoplasma oft eine eigenartige Anordnung. Besonders am Ende langer, spitzer Pseudopodien sieht man das Rheoplasma die Gestalt einer ganz dünnen, spiralgedrehten Lamelle annehmen, wie das die beiden Figuren Taf. 21 Fig. 16a und b darstellen. Die Substanz des Achsenfadens muß auch bei *Actinosphaerium* fest oder annähernd fest sein; denn auch bei dieser Form kann man gelegentlich geknickte Pseudopodien beobachten, deren beide Stücke vollkommen gerade geblieben sind, obwohl vielfach ein starker Zug auf sie ausgeübt wird. Das geht z. B. aus Taf. 20 Fig. 14 hervor, wo sich zwischen den zwei Bruchstücken eines Achsenfadens das Rheoplasma wie eine Schwimnhaut als Lamelle ausspannt. In dieser Lamelle fand noch deutlich sichtbare Strömung statt. Das Bild ist also gleichzeitig ein Beweis für die feste Beschaffenheit des Achsenfadens wie für den flüssigen Zustand des Rheoplasmas. BRANDT hat schon im Jahre 1878 die wichtigsten Eigenschaften der Pseudopodienachsen von *Actinosphaerium* vollkommen richtig beobachtet und beschrieben; er hat auch ihre Auflösung und Neubildung verfolgt. Er stellte u. a. fest, daß die Achsenstrahlen in der Rindensubstanz schneller gelöst werden als in der Marksubstanz, ferner daß frisch entstandene Achsenfäden sich leichter auflösen als ältere. Von dem Rheoplasma entblößte Achsenfäden können sich auch verflüssigen und in Tropfen zerfallen. Seine Beobachtungen deuten darauf hin, daß der Achsenfaden inmitten des Rheoplasmas gebildet wird. Auch konnte er Klebfähigkeit der Pseudopodien feststellen.

Bei *Actinophrys* sind die Achsenfäden der Pseudopodien ebenfalls bei gewöhnlicher Beleuchtung schon zu erkennen. Aber sie sehen, wenigstens in ihrem distalen Teil, denjenigen von *Acanthocystis* viel ähnlicher als denen von *Actinosphaerium*. Sie erscheinen im Dunkelfeld als scharf umgrenzter, ganz gerader, matt leuchtender Strahl. Die Kontur erscheint im distalen Teil sehr gleichmäßig, die Grenzlinien parallel. Proximal glaubte ich manchmal

eine Divergenz der Grenzlinien zu bemerken; sie leuchteten dann selbst und schlossen zwischen sich einen optisch leeren Raum ein, wie bei den Achsensträngen von *Actinosphaerium*.

Biegungen und elastische Schwingungen wurden auch an diesen Achsenfäden beobachtet. Ihr distaler Teil kann scheinbar zeitweise nackt sein, indem das Rheoplasma nur $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ des basalen Teiles überzieht (Fig. 9, Taf. 20).

Die Achsenfäden lassen sich auch im mikroskopischen Dauerpräparat leicht darstellen. Wie dies schon SCHAUDINN beschrieben hat, reichen sie durch das Körperplasma bis an den zentral gelegenen Kern des Tieres. Auch KEYSSELITZ und PROWAZEK geben entsprechende Bilder.

D. Die Filopodien.

Bekanntlich haben viele zu den Rhizopoden gerechnete Organismen fadenförmige Pseudopodien, welche sich nicht verzweigen und auch in der Regel in den größeren Breitendimensionen von den Rhizopodien der Foraminiferen abweichen. Sie sind charakteristisch für viele Thecamöben und eine Anzahl mariner Rhizopoden, welche man meistens trotz des abweichenden Baues der Pseudopodien den Foraminiferen anschließt. Bei den verschiedenen Arten hat man alle Übergänge von an Amöben erinnernden, breitlappigen Pseudopodien bis zu feinsten Fadenbildungen gefunden, welche letztere mit gewöhnlichen Hilfsmitteln sich kaum von den Rhizopodien unterscheiden lassen. Bei den gröberen Formen solcher Pseudopodien kann man, wie bei den Amöben, im Dunkelfeld eine äußere Begrenzung durch eine scharfe, gleichmäßige, leuchtende Linie beobachten. Das Innere eines solchen Pseudopodiums kann optisch leer erscheinen, oder es treten in ihm leuchtende Granulationen auf, an denen man den Fortgang der Bewegung verfolgen kann. Taf. 21 Fig. 18 u. 19 stellt zwei Bewegungsphasen von *Amoeba verrucosa* dar, welche diese Beobachtungen illustrieren.

So sind auch die Pseudopodien von *Trichosphaerium sieboldi* fast stets im Innern optisch leer, an der Spitze breit abgerundet, an den Seiten jedoch von zwei meist absolut parallel verlaufenden, scharfen Linien begrenzt. Ähnliches gilt für manche der Süßwasser-Thalamophoren.

E. Die Pseudopodien von *Gromia dujardini* M. SCH.

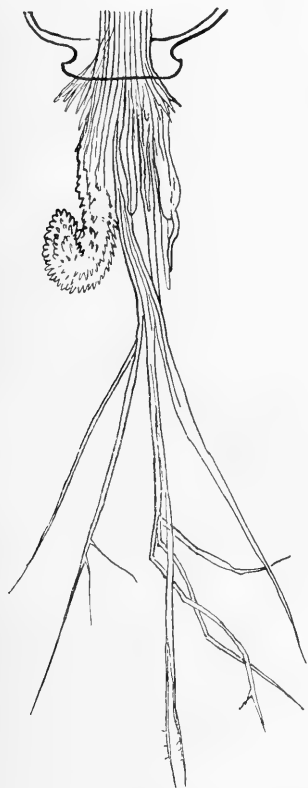
Gromia bildet auffallend große, stark verzweigte Pseudopodiengeflechte, welche oft einen Umkreis von mehreren Quadratcentimetern bedecken. Sie sind daher leicht mit bloßem Auge zu sehen; so betrachtet oder bei Beobachtung mit schwachen Vergrößerungen des Mikroskops, erinnern sie sehr an die Rhizopodien der Foraminiferen. Wie diese sind sie reichlich verästelt; die Verzweigungen sind so vielfach durcheinandergeflochten, daß man den Eindruck hat, als hätten Anastomosen zur Bildung eines richtigen Pseudopodien-netzes geführt.

Wie aber genauere Untersuchung zeigt, unterscheiden sich die Pseudopodien der *Gromia* in wesentlichen Punkten von denen der Foraminiferen. Betrachten wir eine beliebige Stelle des Pseudopodiums in seinem mittleren Verlauf bei Dunkelfeldbeleuchtung, so vermissen wir einen Achsenfaden und erblicken statt dessen die beiden leuchtenden Außenkonturen, wie wir sie bei den Filopodien beschrieben (Taf. 21 Fig. 27 u. 28). Man hat also den Eindruck, als bildete hier Stereoplasma die Außenschicht, während Rheoplasma im Innern enthalten sei. Eine genauere Betrachtung lehrt uns aber, daß sowohl die innere Schicht sich von dem bisher erwähnten Rheoplasma als auch die äußere Schicht bis zu einem gewissen Grad von den bisher geschilderten Erscheinungsformen des Stereoplasmas unterscheidet.

Überblicken wir den Gesamthabitus des Pseudopodiengeflechtes, so fällt uns hier wiederum der gerade Verlauf der wichtigsten Umrißlinien und das winklige Abstehen der Pseudopodienzweige auf. Aber beides ist nicht so stark ausgeprägt wie bei den Foraminiferen. Wir sehen öfter einmal eine Strecke eines Pseudopodiums bogenförmig verlaufen. Auch kommen alle möglichen Verkrümmungen und Deformationen an ihnen vor. Genaue Untersuchung zeigt uns bald, daß alle diese Bilder nur an solchen Pseudopodien sichtbar sind, welche in Bewegung befindlich sind (Taf. 22 Fig. 30 u. 31).

Es ist nämlich eine Eigentümlichkeit von *Gromia*, daß manche ihrer Pseudopodien oft stundenlang sich in ausgestrecktem Zustand ganz oder nahezu bewegungslos erhalten können. Allerdings, wenn man ein Individuum tagelang beobachtet, welches ein mächtiges Pseudopodiennetz um sich herum ausgebreitet hat, so bemerkt man bald, daß in demselben nur vorübergehend an einzelnen Stellen vollkommene Ruhe herrscht. Sonst werden immerfort neue Pseudo-

podienäste gebildet, andere eingezogen. Das alles geht aber in der Regel sehr träg und langsam vor sich, wenn das Tier nicht gereizt wird. Man hat dabei den Eindruck, daß das gesamte Material der Pseudopodien, also sowohl deren Innen- als Außenschicht, sehr zähflüssig ist (vgl. Textfig. A, B, C und D).

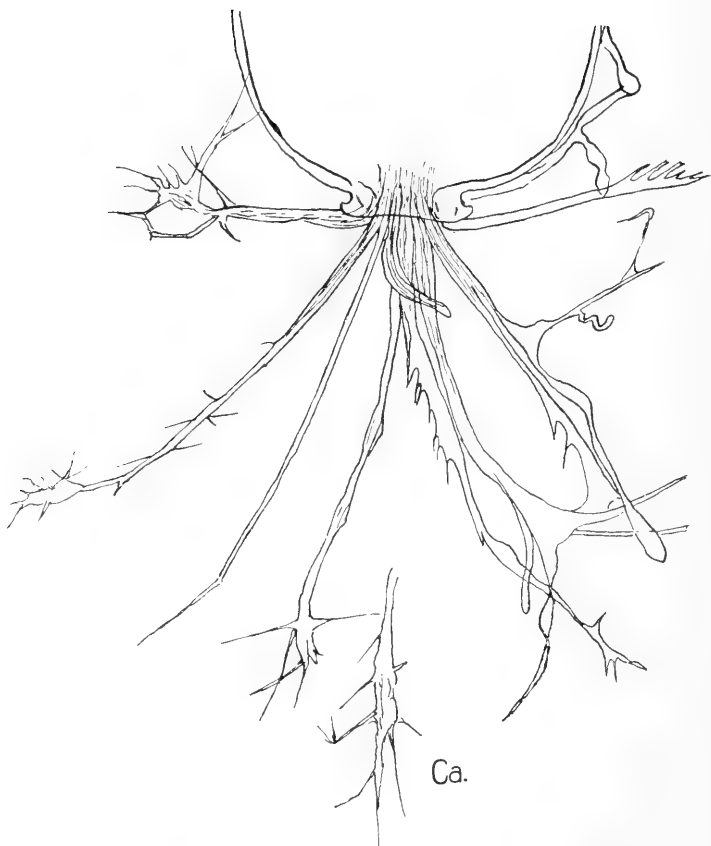


Textfig. B.

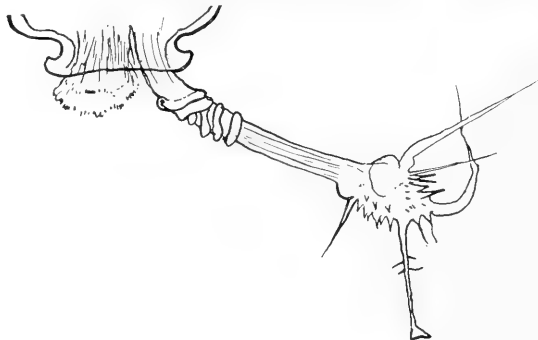
Dasselbe Individuum wie Textfig. A.
1 Stunde später.

Textfig. A. *Gromia* beim Ausstrecken neuer Pseudopodien. Schalenmündung nur angedeutet.

Daß dies wirklich der Fall ist, davon kann man sich leicht während der Bildung der Pseudopodien überzeugen. Diese treten stets in einem dicken Büschel aus der eigenartig geformten Mündung der Gromien-Schalen hervor (Taf. 22 Fig. 29, Taf. 20 Fig. 21, 21, 24). Bei allen meinen Beobachtungen sah ich das Protoplasma in einem dichten Büschel von fadenförmigen Strängen aus der Schalenmündung herauskommen. Nie beobachtete ich bei solchen



Textfig. C. Dasselbe Individuum wie Textfig. A u. B. 6 Stunden später als B.
Ca Pseudopodienspitze, 5 Minuten später.



Textfig. D. Dasselbe Individuum wie Textfig. A—C. 24 Stunden später als C.

Gelegenheiten das Hervorquellen einer einheitlichen Protoplasma-masse, wie es für die Foraminiferen so charakteristisch ist. Besonders auffällig ist diese Art der Zusammensetzung bei der Zurückziehung der ganzen ausgestreckten Protoplasma-masse, wenn das Tier gereizt worden ist. Dann sieht man Büschel von dicken Strängen und Gebilde von sehr eigenartigem Aussehen aus der Schalenmündung hervorragen (Taf. 21 Fig. 24). Meist sieht man durch die Schalenwand vor der Mündung der Schale eine Partie durchsichtigen, sehr homogenen Protoplasmas hindurchschimmern. Von ihm nehmen die Pseudopodien ihren Ursprung. Während die Pseudopodien entstehen, sieht man sie zylindrische Stränge von mäßigem Durchmesser ($2-8\ \mu$) bilden; sie sind deutlich voneinander getrennt und treten meist schon in Büschel vereinigt aus der Schale hervor (Taf. 21 Fig. 20 u. 21, Taf. 22 Fig. 29).

Die Pseudopodien von *Gromia* sind schon von vielen Autoren beobachtet und als absonderlich erkannt worden. So hat sich mit ihnen schon MAX SCHULTZE beschäftigt. Von neueren Autoren nenne ich nur BÜTSCHLI, VERWORN, SCHAUDINN, AWERINZEW und ZARNIK. Durch die von BÜTSCHLI ergänzten und berichtigten Angaben von MAX SCHULTZE war *Gromia dujardini* M. SCH. charakterisiert als ein schalentragendes Rhizopod mit nur einer Schalenöffnung, dessen Pseudopodien ausschließlich aus hyalinem Protoplasma bestehen, also das bei Foraminiferen sonst so deutliche Phänomen der Körnchenströmung nicht zeigen und keine Anastomosen an ihren Verästelungen bilden. In der Literatur fanden sich nicht selten Verwechslungen mit einer Form, die echte Rhizopodien bildet und viel kleiner ist, bis sie RHUMBLER durch den Namen *Allogromia* unterschied und nachdrücklich auf ihre besondere Stellung im System hinwies.

BÜTSCHLI hat besonders betont, daß die Pseudopodienäste von *Gromia* keine Verschmelzungen eingehen, keine Anastomosen bilden; dies hat SCHAUDINN ausdrücklich bestätigt. Später haben ZARNIK und AWERINZEW dennoch Anastomosen bei dieser Art zu erkennen geglaubt; ich bin der Ansicht, daß sie sich geirrt haben und daß die älteren Autoren richtig beobachtet haben, was ich sogleich näher begründen werde.

SCHAUDINN schon wies der von ihm in *Hyalopus* umgetauften *Gromia* eine Sonderstellung im System der Rhizopoden gerade in Hinsicht auf die besondere Beschaffenheit ihrer Pseudopodien an. Ja ZARNIK glaubte sogar für diese Form eine besondere Ordnung

der Rhizopoden (Solenopoden) begründen zu müssen, so sehr schien ihm der Bau ihrer Pseudopodien von der aller übrigen Rhizopoden abzuweichen. Er hebt hervor, daß die hyalinen Pseudopodien in wenigen starken Ästen aus der Mündung der Schale hervortreten, sich in zahlreiche Ästchen verzweigen, die miteinander anastomosieren. Diese Ästchen bewegen sich unter dem Einfluß von Wasserströmungen wie starre Massen; er nimmt an, daß sie aus einer Flüssigkeit entstehen, die an ihrer Oberfläche bei der Berührung mit Wasser erstarrt. Darauf scheinen ihm auch seine Befunde an Schnitten hinzuweisen. Er betont das „besenartige Aussehen“ neu entstehender Pseudopodien. Bei der Kontraktion der Pseudopodien beobachtete er das Auftreten von Quer- und Längsrundeln und deutet deren Auftreten im gleichen Sinn, wie wir das unten tun werden.

Die meisten dieser Angaben sind nach meinen Beobachtungen vollkommen richtig, und es konnte wohl auch mit den üblichen Methoden kaum mehr festgestellt werden. Bei Untersuchung mit Hilfe der Dunkelfeldbeleuchtung lassen sich aber weitere Tatsachen feststellen, welche uns zu einer anderen Beurteilung der Zusammenhänge führen als jene, zu welcher ZARNIK wohl auch infolge ungenügender Kenntnis der Pseudopodienbildungen bei anderen Rhizopoden gelangte.

Wir erwähnten vorhin, daß es lauter nicht allzubreite zylindrische Stränge von untereinander etwa gleicher Stärke sind, als welche die Pseudopodien von *Gromia* aus der Schalenmündung hervortreten. Untersucht man diese im Dunkelfeld, so hebt sich die Außenschicht äußerst scharf als stark leuchtende Kontur von dem optisch leeren Zentralteil des Pseudopodiums ab (Taf. 21 Fig. 27 u. 28). Wie schon ZARNIK betonte, besteht also das Plasma des Pseudopodiums aus einer dichteren Außenschicht und einer weniger dichten, flüssigeren Innenschicht; man kann dies leicht an Schnitten bestätigen, auf denen die Außenschicht sich wie eine Pellicula scharf färbt. Auf solchen Schnitten kann man auch erkennen, daß die Innenmasse der Pseudopodien direkt in die Masse jener in der Mündungsregion gelegenen hellen Plasmapartie übergeht und mit ihr in Struktur und Färbung vollkommen übereinstimmt.

Eine derartige Region von „Bewegungsplasma“ können wir im Körper vieler Süßwasser-Thalamophoren unterscheiden. Auch bei ihnen weicht es in seiner zäheren Beschaffenheit, dem Mangel oder doch der Armut an Granulationen und der Unbetheiligkeit an den

Verdauungsvorgängen von dem eigentlichen Verdauungsplasma der Region unterhalb des Kerns ab. Es stimmt in Lage und Funktion mit dem allseitigen Ectoplasma etwa der Amöben überein; nur ist es hier einseitig, entsprechend der Schalenöffnung, am einzigen Ort angelagert, wo das Plasma seine Oberfläche selbst schützen muß und von wo es Bewegungsorganellen aussenden kann.

Beim Zerdrücken einer *Gromia* erkennt man deutlich die größere Zähigkeit jenes Mündungsplasmas sowie des Pseudopodienplasmas gegenüber dem sehr leichtflüssigen eigentlichen Entoplasma, dem Verdauungsplasma im Hintergrund der Schale.

Nicht selten bilden sich beim Vorwachsen der Pseudopodien aus der Schalenöffnung jene „wenigen starken Äste“, welche ZARNIK als typisch hervorhebt. Im Dunkelfeld erwiesen sich diese starken Stränge nun in allen von mir untersuchten Fällen als zusammengesetzt aus vielen feineren, dicht aneinander geschmiegtten Pseudopodien. Deutlich erkannte man die stark leuchtenden Konturen aller einzelnen Teilpseudopodien, welche oft spiralg umeinander gewunden waren. Bei gewöhnlicher Beleuchtung konnte man an den oft ganz durchsichtig erscheinenden Strängen meist keine Andeutung ihres zusammengesetzten Aufbaues wahrnehmen. Nur manchmal war eine feine Längsstreifung deutlich sichtbar (vgl. Taf. 22 Fig. 30 u. 31), wohl zu unterscheiden von jener, welche bei der Rückziehbewegung der Pseudopodien auftritt. Hat man im Dunkelfeld die Zusammensetzung der Pseudopodienstränge erkannt, so beginnt man sie auch bei Beobachtung im durchfallenden Licht zu bemerken, wenn auch nur schwach angedeutet.

Meist bei sich zurückziehenden Pseudopodien, doch gelegentlich auch bei im Wachstum begriffenen, sah ich bisweilen eine sehr eigenartige Struktur. Bei jenen letzteren kann ich nicht sagen, ob sie nicht vorher eine Rückziehbewegung durchgemacht hatten, deren Folgen noch nicht ausgeglichen waren. An solchen Pseudopodien ließ sich eine sehr starke Spiralstreifung feststellen, welche den Eindruck erweckte, als sei das Pseudopodium aus einem Bündel spiralg aufgewickelter Fäden aufgebaut. Die ganze Oberfläche solcher dicken Pseudopodien war spiralg gerillt; die stark lichtbrechende Außensubstanz stand zum Teil in Form von dünnen Leisten über die Hauptmasse des Pseudopodiums hervor, um welche sie sich wie eine Wendeltreppe herumzogen (Taf. 22 Fig. 36 u. 38).

Waren alle bisher geschilderten Erscheinungen an den Pseudopodien von *Gromia* durchaus abweichend von dem Verhalten der,

wie wir sahen, mit Achsenfäden versehenen Rhizopodien der Foraminiferen, so finden wir bei der Beobachtung der in Ausstreckung begriffenen Pseudopodienspitzen im Dunkelfeld einige überraschende Übereinstimmungen. ZARNIK hebt ganz mit Recht ihr „besenartiges“ Aussehen hervor. Beschreiben wir das in der von uns oben angewandten Ausdrucksweise, so müssen wir wiederum sagen: bei der Ausstreckung sind alle Teile der Pseudopodien geradlinig begrenzt; ihre Verzweigungen gehen unter meist sehr spitzem Winkel vom Hauptast ab (Taf. 22 Fig. 30). Gekrümmte Linien treten nur auf, sobald ein Pseudopodium Rückzugsbewegungen beginnt.

Die Spitzenregion erinnert nun in überraschender Weise an diejenige der Foraminiferenpseudopodien. Während im allgemeinen die Pseudopodienbewegung von *Gromia* sehr träge ist, sieht man im Gebiet der Spitze feine Strahlen plötzlich aufschießen, wie bei *Rotalia* und *Polystomella*. Es sind das ganz gerade Stücke; in der Spitzenregion bemerkt man oft Gabelung und weitergehende Verästelung der Pseudopodien (Taf. 21 Fig. 22, 23, 27 u. 28).

Im Dunkelfeld betrachtet zeigt das Pseudopodium bis weit gegen die Spitze hin die beiden scharfen, hell leuchtenden Konturen, welche wir in seinen basalen Abschnitten schon beobachtet haben. In der Spitzenregion erscheint jedoch die Masse als ein einheitlicher sehr feiner Strahl, der schließlich so zart wird, daß er dem durch das Mikroskop mit den stärksten Vergrößerungen beobachtenden Auge verschwindet (Dicke unter $0,1 \mu$). Doch ist immerhin hervorzuheben, daß es sehr schwer ist, im Dunkelfeld gute Bilder von *Gromia*-Pseudopodien zu beobachten, da die Dicke der Gromien-Körper die Anfertigung eines die optischen Vorbedingungen erfüllenden Präparats sehr erschwert.

Jedenfalls ist die Spitzenregion äußerlich nicht mit Rheoplasma überzogen; vielmehr besteht sie aus derselben Substanz wie die äußerste Schicht der Pseudopodien in ihrem doppeltkonturierten Teil; es erfolgt ein direkter kontinuierlicher Übergang der einen in die andere.

Nur scheint der feine Strahl eine noch weitergehende Verfestigung erfahren zu haben als die Außenschicht im doppelt konturierten Teil. Denn der Endstrahl führt ähnliche nuttierende Bewegungen aus, wie wir sie bei den Achsenstrahlen kennen lernten, knickt auch gelegentlich in derselben Weise ab wie jene und zeigt

bei mechanischer Beanspruchung die entsprechenden Anzeichen großer Elastizität (vgl. Taf. 21 Fig. 27 u. 28).

Die Spitzenregion ist ebenfalls verklebungsfähig und bildet ebensolche Verklebungsfädchen und -zweige wie die Enden der Rhizopodien. Wie bei diesen stehen sie nach allen Seiten sperrig ab, sind sehr steif, knicken und brechen manchmal durch. An den Endästchen in der Vorwärtsbewegung begriffener Pseudopodien von *Gromia* tritt die Geradlinigkeit besonders stark hervor. Das ist auf den Figg. 30 u. 31 der Taf. 22 deutlich erkennbar.

Sobald die Pseudopodien sich zurückziehen beginnen, bieten sie ein ganz anderes Bild. Die geraden Linien verschwinden; alle feinen Fortsätze und Spitzen werden bald eingezogen, und es sind nach kurzer Zeit nur mehr dicke wurstförmige Protoplasmafortsätze erkennbar (Taf. 22 Fig. 31). Oft ragen solche zu dichten Bündeln vereinigt, aus der Schalenmündung hervor. Manchmal kann man in diesen Bündeln noch ganz deutlich die Zusammensetzung aus lauter einzelnen Strängen erkennen, die an ihrem distalen Ende noch voneinander getrennt sind. Sie pflegen eigenartige Verkrümmungen aufzuweisen, welche offenbar durch das Nachlassen der auf die Außenschicht der Pseudopodien wirkenden Spannung bewirkt sind. Man findet überhaupt eine Fülle von Bildern, welche offenbar durch die gleiche mechanische Bedingung erklärt werden müssen. Die Pseudopodien nehmen Spiralförmigkeit an, führen eigentümliche, steife Bewegungen aus, welche oft ruckweise erfolgen; vor allem zeigt die Oberfläche der Pseudopodien auffallende Schrumpfungen, welche sich sowohl in längsverlaufenden Furchen und Rillen, also auch in quer-verlaufenden Wülsten bemerkbar machen (Taf. 22 Fig. 31 u. 33; Taf. 22 Fig. 36, 37 u. 38).

Offenbar löst sich während dieser Prozesse die starre Außenschicht der Pseudopodien, denn diese werden immer flüssiger und leichter beweglich. Gelöst werden vor allem die feinen Endfäden und zwar unter ganz ähnlichen Erscheinungen wie jene der Rhizopodien. Hier müssen aber Lösungsvorgänge in größerem Maßstab ablaufen. Denn man sieht vielfach die vorher dicht zusammenliegenden, aber durch die feste Außenschicht von einander noch deutlich getrennten Pseudopodienstränge nunmehr zu größeren Massen zusammenfließen (Taf. 21 Fig. 25 u. 26).

Ein Ausdruck dieser Lösungsprozesse sind offenbar große Schollen stark lichtbrechender Substanz, welche an der Oberfläche der zur Schalenmündung zurückströmenden Protoplasamassen flottieren, auch

oft in deren Innern bemerkbar sind und das sonst vermißte Phänomen der Körnchenströmung allerdings in etwas vergrößerter Form aufs schönste erkennen lassen (Taf. 22 Fig. 35, 36 u. 37).

Es kann vorkommen, daß die zurückgezogenen Protoplasma-massen der Pseudopodien sich vor der Schalenmündung in einem großen Klumpen anhäufen, in welchem nun keine Pseudopodien-grenzen mehr erkennbar sind. Aber ganz homogen ist dieser Klumpen dann auch nicht, sondern zeigt eine starke Granulation; große und kleine Körner und Klumpen stark lichtbrechender Substanz treten deutlich hervor. Ich deute sie als die noch ungelösten Reste der Außenschicht.

Die seltsamsten Bilder entstehen dadurch, daß auf jeder Stufe der Zurückziehung die Aussendung neuer Pseudopodienzweige wieder beginnen kann. So sieht man z. B. von einem solchen einheitlichen Protoplasma-klumpen an der Schalenmündung nach allen Seiten wie kleine Stacheln feine, kurze Pseudopodien aufschießen. Sie stellen zuerst ganz kurze dreieckige Stacheln dar (Taf. 21 Fig. 21), werden dann zu Stäbchen, die sich an der Spitze spalten (Taf. 21 Fig. 22 u. 23), um bald zu längeren verzweigten Gebilden auszuwachsen.

Die in der Zurückziehung und in der Verschmelzung begriffenen Bündel von Pseudopodien bilden oft seltsam zylindrische oder keulenförmige Gebilde. Sie sind meist sehr zähflüssig, ihre Außenschicht ist oft noch viel zäher als der Inhalt. Man erkennt ihren Flüssigkeitsgrad am besten an den Verbiegungen und sonstigen Deformationen, welche durch ganz langsame Bewegungen wieder ausgeglichen werden (vgl. Taf. 21 Fig. 26, Taf. 22 Fig. 31). Solche dicken Plasmastränge sind oft an der Oberfläche stark quer- und besonders längsgerunzelt. Beginnen sie nun wieder mit zentrifugaler Bewegung, so gibt sich diese durch zahlreiche feine Spitzchen kund, welche auf den Längskanten, die die Furchen begrenzen, auftreten (Textfig. A u. B). Sie sind mit ihren in der typischen Weise als Strahlen ausgebildeten Spitzen in spitzem Winkel nach vorn (in der Bewegungsrichtung) gewandt. Neben den aus vielen Einzelpseudopodien bei der Rückziehung entstandenen Protoplasma-keulen sieht man oft beim Neubeginn der Vorwärtsbewegung dünne Pseudopodien in Menge aus der Schalenmündung hervortreten, welche sich in der Regel viel schneller verlängern und vorwärts bewegen als die aus den Plasmamassen sich regenerierenden Pseudopodien (Taf. 21 Fig. 21, Textfig. A, B, C).

War die Reizung noch schwächer, so beginnt die Bildung neuer

Pseudopodien-Enden, ehe das Netz- oder Astwerk vollständig verschwunden war. Es sind dann an den einzelnen Zweigen knorrige Verdickungen, Verkrümmungen, Schwellungen und Verdrehungen aufgetreten; oft hat sich auch verflüssigtes Protoplasma zu größeren Inseln angesammelt, welche dreieckig oder polygonal, meist als dünne Lamellen sich zwischen dem noch erhaltenen Pseudopodiengerüst ausspannen (Textfig. C). Von solchen Protoplasmainseln bilden sich besonders an den Enden der noch vorhandenen Stränge die neuen Pseudopodien-Enden, wodurch oft ganz bizarre Bilder entstehen, vor allem, wenn dazu noch der gleiche Prozeß von allen möglichen Stellen der Oberfläche der dickeren Protoplasmastränge beginnt (Textfig. C u. D).

Beim Zurückziehen der Pseudopodien und bei der Auflösung der verfestigten äußeren Schicht kommt es bisweilen zur Bildung von Anastomosen, besonders im Bereich größerer Plasmainseln (Textfig. C rechts). Sie verschwinden aber meistens sehr bald wieder. Niemals habe ich aber echte Anastomosen bei frisch sich ausstreckenden und vollkommen ungereizten Pseudopodien gesehen. Vor allem konnte ich niemals beobachten, daß zwei sich beim Vorstrecken begrenzende Pseudopodien miteinander verschmolzen. Allerdings sieht auch ein frischgebildetes Pseudopodiengewirre oft bei gewöhnlicher Beleuchtung wie ein Netzwerk aus; denn die einzelnen Äste und Zweige überkreuzen und durchflechten sich vielfach (Taf. 22 Fig. 30 u. 31). Bei gewöhnlichem Licht kann man nicht erkennen, ob Grenzen zwischen den einzelnen Gebilden vorliegen. Im Dunkelfeld sieht man aber deutlich, daß sie sich entweder über- oder unterkreuzen. Man erkennt deutlich die Konturen der beiden an einer Stelle zusammentreffenden Stränge und kann ihre Fortsetzung durchschimmern sehen und sie auf der anderen Seite weiter verfolgen, wie dies vor allem die Fig. 30, 31 u. 32 der Taf. 22 zeigen.

Aus meiner Darstellung geht wohl schon hervor, daß ich mich im wesentlichen der Anschauung von ZARNIK anschließe, welcher annimmt, daß die Pseudopodien einen Schlauch aus fester Substanz darstellen, welcher durch den Druck der in ihm vorströmenden Flüssigkeit ausgespannt wird. Für die früheren Beobachter, vor allem auch für ZARNIK, bedeutete die Vorstellung, daß sowohl Innen- als Außenschicht der Pseudopodien körnchenlos ist, eine Schwierigkeit bei der Deutung; ZARNIK glaubte sogar, daß die Verhältnisse unter den Rhizopoden ganz einzigartige seien.

Wir finden jedoch zahlreiche Anknüpfungspunkte bei anderen

Rhizopoden, wenn wir uns die Natur der *Gromia*-Pseudopodien und der sie zusammensetzenden Schichten so weit klar machen, wie es die oben geschilderten Tatsachen erlauben. Die Pseudopodien von *Gromia* unterscheiden sich tatsächlich von denen der meisten genauer studierten Rhizopoden dadurch, daß sie nur aus Ectoplasma bestehen. Die Außenschicht entspricht der Pellicula anderer Protozoen; sie stellt eine Oberflächenmembran von relativ großer Dichte und Dicke dar, wie sie bei Rhizopoden außer bei Amöben nicht allzu häufig ist.

Unter Ectoplasma verstehen wir bei den Protozoen eine äußere Körperschicht, welche sich bei allen Formen an nackten Körperstellen zu bilden pflegt, wenn diese mit dem umgebenden Wasser in Berührung stehen und welche der ganzen Oberfläche parallel verläuft. Eine Ausnahme machen in dieser Hinsicht, wie wir sahen, die Rhizopodien und Axopodien der Foraminiferen und Heliozoen.

Ectoplasma pflegt sich durch seine dichte Konsistenz und Zähflüssigkeit vom Entoplasma zu unterscheiden. Schon in seinem Aussehen weicht das Ectoplasma erheblich vom Entoplasma ab, was wir z. B. an jeder Amöbe leicht studieren können. Es ist körnchenlos, schließt keine Vacuolen ein, oft ist überhaupt keine feinere Struktur in ihm zu erkennen, es ist scheinbar homogen. Oft sieht man die Strukturen des Entoplasmas in allmählichem Übergang an der Grenze der Ectoplasmaschicht verschwinden. Einzelne Vacuolen, Alveolen und Körnchen ragen noch in das Grenzgebiet vor, aber die äußeren Schichten des Ectoplasmas lassen keine weitere Struktur erkennen. Bei der Untersuchung im Dunkelfeld zeigt sich die ganze Breite des Ectoplasmas z. B. bei einer Amöbe optisch leer. Nur die Grenzfläche gegen das Wasser ist von einer haarscharf begrenzten Membran, der Pellicula oder Grenzmembran eingefast (Taf. 21 Fig. 18 u. 19). Diese pflegt das Ectoplasma wie eine sorgfältig, mit mathematischer Genauigkeit gezogene Linie abzugrenzen. Eine solche Grenzschicht konnte ich außer an den Pseudopodien von *Gromia* bei allen untersuchten Amöben und bei allen Thalamophoren mit lobosen und filösen Pseudopodien feststellen. Sie ist auch vorhanden bei Infusorien und Flagellaten, bei denen sie auch bei gewöhnlicher Beleuchtung sichtbar sein kann und schon längst als Pellicula beschrieben ist.

Die Bedeutung des Ectoplasmas für die Lebensprozesse des Tieres ist in den groben Umrissen leicht festzustellen. Es umgibt den Körper als schützende Hülle und gibt ihm seine Form, wobei

die Festigkeit der Grenzmembran eine wichtige Rolle spielt. Die Wichtigkeit der Pellicula für die Erhaltung der Eigenform bei Ciliaten und Flagellaten ist längst erkannt; ebenso ist leicht zu erkennen, daß Mächtigkeit und Beschaffenheit der Ectoplasmaschicht bei Rhizopoden, speziell bei Amöben, einen wesentlichen Einfluß auf die Bewegungsform des Tieres ausübt. Für die Bewegung ist es ferner bei vielen Arten durch seine Verklebungs- und Lösungsfähigkeit von Bedeutung. Wir wollen an dieser Stelle ganz absehen von der Rolle, welche es beim sogenannten Ecto-Entoplasmaprozeß für die Fortbewegung spielt, da wir darauf später noch zurückkommen müssen. Wir wollen schließlich noch hervorheben, daß es als äußere Oberfläche des Tieres der gegebene Empfänger aller Reize ist, welche auf das Leben des Tieres Einfluß gewinnen.

Die Körnchen- und Vacuolenlosigkeit des Ectoplasmas schließen aber dessen Beteiligung an der Verdauungstätigkeit aus; denn jene Gebilde sind teils Voraussetzung, teils Folge der Stoffwechselprozesse. Zwar an der Ergreifung und Zuführung der Nahrung pflegt das Ectoplasma vorwiegend beteiligt zu sein; die ergriffene Beute wird aber dem Entoplasma zugeführt und dort chemisch verarbeitet.

Dementsprechend sehen wir bei *Gromia* die Ectoplasma-Pseudopodien nur am Fang der Beute, nicht an deren Verdauung beteiligt. Die Rhizopodien der Foraminiferen sind bekanntlich zu „extrathalamer“ Verdauung fähig, d. h. sie können außerhalb der Schale im Gebiet des Pseudopodiennetzes in jeder Protoplasmaansammlung Nahrungsvacuolen bilden und die Verdauung durchführen. Vielfach ist dies sogar eine Voraussetzung für ihre Lebenderhaltung; denn sie fressen oft Gegenstände, welche zu groß sind, um durch die Poren ihrer Schale in ihr Inneres zu gelangen. Die Foraminiferen sind zu dieser pseudopodialen Verdauung dadurch befähigt, daß die Pseudopodien ihr Entoplasma immer bei sich haben. *Gromia* dagegen muß die von den ectoplasmatischen Pseudopodien eingefangene Beute erst durch die weite Öffnung der Schale in das Entoplasma befördern, wo die Verdauungsprozesse einsetzen.

Diese Eigenschaft teilt sie mit allen Amöben und Thecamöbinen. Diese Tiere haben aber meist aus Ecto- und Entoplasma gebildete Pseudopodien. Es finden sich aber alle Übergänge zu rein ectoplasmatischen Pseudopodien. Es kommen z. B. bei den Amöben alle Übergänge zu solchen vor. Gerade die Formen mit derber Pellicula, wie *Amoeba verrucosa*, *A. terricola* und ihre Verwandten, haben vielfach eine sehr derbe, breite Ectoplasmaschicht,

welche bekanntlich sehr zähflüssig ist. Aus ihr können die Pseudopodien vorübergehend ausschließlich gebildet sein; da die Masse so zähflüssig ist, dauert ihre Lösung — der Ecto-Entoplasmaprozeß — oft sehr lang. Aber auch bei den Amöben der *radiosa*-Gruppe kommen Pseudopodien vor, die nur aus Ectoplasma bestehen und dadurch den „Filopodien“ von *Gromia* sehr nahe kommen. Bei den „lobosen“ Thecamöben kommen solche rein ectoplasmatische Pseudopodien seltener vor, doch habe ich sie auch bei solchen gesehen. Dagegen sind sie sehr charakteristisch für die „Filosa“, also z. B. für *Euglypha* usw., auch bei *Trichosphaerium* finden wir sie. Selten sind sie allerdings bei den übrigen *Filosa* so mächtig ausgebildet und so reich verästelt wie bei *Gromia*.

In den Verklebungserscheinungen der Außenschicht unterscheiden sich allerdings die *Gromia*-Pseudopodien von allen von mir genauer untersuchten *Filosa*. Auch in der Bildung der feinen Endstrahlen und Verklebungsfäden zeigt sich ein Unterschied. Möglicherweise werden sich aber auch in diesen Beziehungen Übergänge finden lassen.

Fassen wir unsere Beobachtungen über die Pseudopodien von *Gromia* zusammen, so ist zunächst ihre rein ectoplasmatische Natur hervorzuheben. Sie bestehen aus einer flüssigen Innenmasse und einer zähen Hülle. Die Wachstumsvorgänge der Pseudopodien lassen erkennen, daß letztere durch Verfestigung aus ersterer hervorgeht. Umgekehrt wird beim Einschmelzen der Pseudopodien die Außenschicht wieder in flüssiges Plasma zurückverwandelt. Während der Bildung der Pseudopodien wird die Außenschicht allmählich zähflüssiger, ja sie kann wohl alle Übergangsstufen bis zum festen Aggregatzustand durchlaufen. Beim Einziehen der Pseudopodien fließt die flüssige Innenmasse oft rasch dem Körper zu; die von der Außenmasse gebildeten Schlauchwände, deren Lösung langsam erfolgt, schnurren dann zusammen, führen eigenartige Verkrümmungen aus und zeigen an der Oberfläche Quer- und Längsfalten. Diese können oft ähnlich aussehen wie die an anderer Stelle von mir beschriebenen Schnurfalten auf den Pseudopodien von *Amoeba nobilis*.

Die Bedeutung der Endstrahlen und Verklebungsfäden ist im allgemeinen Teil weiter unten im Zusammenhang mit den entsprechenden Bildungen der Rhizopodien erörtert.

II. Teil. Allgemeines.

A. Technik der Untersuchung und ihre Bedeutung.

Die wesentlichen neuen Beobachtungen dieser Untersuchung wurden mit Hilfe der Dunkelfeldbeleuchtung erzielt. Dabei gelangte ein Peraboloidkondensor von ZEISS zur Verwendung. Das Beleuchtungsprinzip dieses Apparats brauche ich nicht eingehend zu erörtern, da es wohl jetzt jedem Mikroskopiker geläufig ist (vgl. SIEDENTOPF 1907, 1908). Nur so weit wollen wir es besprechen, als es für die Deutung unserer Beobachtungen von Bedeutung ist. Wie bei allen solchen Apparaten, welche jetzt von den meisten optischen Firmen fabriziert werden, werden andere Strahlen zur Beleuchtung der Objekte verwendet als zu ihrer Abbildung. Die beleuchtenden Strahlen werden von dem Spiegel des Mikroskops nicht direkt durch das Objekt gesandt, sondern eine Blende hält die von unten direkt einfallenden Strahlen ab. Die seitlichen Strahlen jedoch werden teils von dem optischen Apparat teils von der Oberfläche des Deckglases derart reflektiert, daß sie im Winkel von der Seite in die Objekte einfallen. Nur diejenigen Strahlen können nun nach oben in die vergrößernden Systeme des Mikroskops gelangen, welche an den Grenzflächen der untersuchten Objekte derart reflektiert oder in ihnen gebrochen werden, daß sie in den Bereich der Sammellinsen gelangen. Untersucht man Objekte im Wasser, so werden nur solche sichtbar werden, deren Substanz eine vom Wasser erheblich abweichende Lichtbrechung besitzen. Beischwacher Lichtquelle werden nur bedeutende Lichtbrechungsunterschiede erkennbar werden; denn die Lichtverluste in dem Apparat sind sehr erheblich. Es ist also notwendig, relativ starke Lichtquellen zu verwenden; ich benutzte die von ZEISS gelieferte Nernstlampe von 100 HK, welche für die Zwecke der vorliegenden Untersuchung vollkommen genügte. Für die Verfolgung der aufgerollten Probleme wird sich eine verfeinerte Apparatur als notwendig erweisen.

Bei der von mir angewandten Lichtstärke gelangen nur Strahlen zur Wahrnehmung durch unser Auge, welche bei der Passage durch erheblich von der Lichtbrechung des Wassers abweichende Objekte durch Brechung oder Reflexion in das Objektiv geleitet wurden. Nach neueren Forschungen erfahren Lichtstrahlen an der Oberfläche feinsten körperlicher Gebilde eine Beugung. Die unter $1\ \mu$ dicken Achsenfäden der Foraminiferen-Pseudopodien dürften in diesem

Sinne wirken. Auch bei ihnen ist aber wohl eine höhere Lichtbrechung als im umgebenden Medium anzunehmen. Schwach lichtbrechende Substanzen bleiben bei Dunkelfeldbeleuchtung unsichtbar. Das Rheoplasma der Foraminiferen z. B. ist kaum in der Lichtbrechungsfähigkeit vom Seewasser unterschieden; so kann es keine der schief einfallenden Lichtstrahlen auffangen und unserem Auge zuleiten. Es erscheint im Dunkelfeld „optisch leer“, ebenso schwarz wie der Untergrund. Nicht einmal seine Grenze gegen das umgebende Wasser wird sichtbar. Plasmahäute, Pelliculen, Achsenfäden jedoch, ebenso wie die im Rheoplasma suspendierten Körnchen, beugen die Lichtstrahlen mehr oder weniger stark, sie leuchten daher in schwächerem oder stärkerem Lichte auf.

Die Lichtbrechung eines Körpers hängt von seinem molekularen Aufbau ab; wir können kurz sagen, daß, je dichter eine Substanz strukturiert ist, um so stärker sie das Licht bricht. Der Grad der Lichtbrechung ist also ein Merkzeichen für die Dichte der betreffenden Substanz. Da von der Lichtbrechungsfähigkeit wiederum der Grad des Selbstleuchtens im Dunkelfeld abhängt, so können wir aus der Helligkeit der Substanzen auf ihre Dichte schließen.

Nun haben alle neueren Forschungen über die Natur des Protoplasmas zu dem Ergebnis geführt, daß das Protoplasma wie alle Lösungen von Eiweißverbindungen eine kolloidale Lösung darstellt. Kolloidale Lösungen enthalten nach Art einer Suspension feinste Teilchen der gelösten Substanz vom Lösungsmittel umschlossen. Je dichter solche Lösungen sind, also je zähflüssiger, um so mehr werden in ihnen die Teilchen der suspendierten Substanz gegenüber dem Dispersionsmittel überwiegen. Die Steigerung oder Minderung der Zähigkeit einer solchen Substanz braucht also nicht auf einer chemischen Veränderung, sie kann auf einer quantitativen Veränderung im Verhältnis der gemischten Substanzen beruhen.

Wir haben also auf Grund der Erfahrungen der Kolloidchemie alles Recht anzunehmen, daß das Protoplasma alle Stufen vom Solzustand bis zum Gelzustand durchlaufen kann. Je näher es dem Gelzustand kommt, um so größer ist seine Zähflüssigkeit, seine Viskosität, wodurch natürlich die Bewegungsweise des lebenden Protoplasmas beeinflußt werden muß. Wenn wir nun auf Grund unserer Beobachtungen schon in den vorausgehenden Abschnitten Folgerungen auf den Aggregatzustand des Protoplasmas gezogen haben, so geschah das ausgehend von verschiedenen Kriterien. Wir schlossen aus dem Lichtbrechungsvermögen auf die Dichtigkeit der beobachteten Proto-

plasmamasse; unsere Schlüsse wurden kontrolliert durch die Untersuchung der Bewegungsweise und Bewegungsbilder im Dunkelfeld und bei gewöhnlicher Beleuchtung. Experimente, welche ich selbst anstellte oder welche durch die Beobachtungsbedingungen (Wasserbewegung, Beutetiere, Bakterien im Präparat) herbeigeführt wurden, veranlaßten Formveränderungen an den Protoplasmagebilden, welche uns wichtige Aufschlüsse für die gleichen Probleme lieferten. Schließlich konnten wir für die beobachteten Erscheinungen jeweils prüfen, inwieweit sie den physikalischen Gesetzmäßigkeiten des jeweils angenommenen Aggregatzustandes entsprächen.

B. Die mechanische und formbestimmende Bedeutung des Stereoplasmas.

Wir müssen an dieser Stelle kurz bei der Erörterung der physikalischen Grundlagen der Bildung von Pseudopodien mit Achsenfibrillen verweilen. A. BETHE hat in einer sehr interessanten Polemik mit GOLDSCHMIDT und KOLTZOFF deren Behauptungen bestritten, daß die Neurofibrillen als stützende Substanzen in den Nervenzellen und Nervenfasern aufgefaßt werden könnten. Er hat diese Kritik auch weiter ausgedehnt, indem er bestritt, daß im Innern von Flüssigkeiten gelegene feste, fadenförmige Strukturen einen Einfluß auf die Form einer abgegrenzten Masse jener Flüssigkeit haben können. Ich will mich an dieser Stelle nicht mit der Frage beschäftigen, ob speziell die Neurofibrillen stützende oder leitende Funktion oder beides haben, um so weniger als mir die Beweisführung BETHE's sehr einleuchtet.

Hier soll nur besprochen werden, inwiefern bei den Pseudopodien andere Verhältnisse vorliegen und ob wir berechtigt sind, von einer stützenden Funktion der Achsenfäden zu sprechen. BETHE wendet gegen die Annahmen KOLTZOFF's und GOLDSCHMIDT's ganz mit Recht ein, daß, wie auch speziell aus den Forschungen PLATEAU's hervorgeht, feste Strukturen nur dann einen Einfluß auf die Oberflächen-gestalt einer Flüssigkeitsmasse ausüben können, wenn sie in die Oberflächenzone direkt eingelagert sind oder doch mit ihr in Berührung treten. Insofern liegen die Verhältnisse bei den Protozoen, bei denen stützende Fibrillen und andere feste Strukturen schon lange als formgebende Elemente angenommen werden, anders als bei den Nerven und ihren Fibrillen. Die stützenden Fibrillen der Protozoen, deren Bedeutung für die Erhaltung konstanter Eigenform ich auch in meinem Lehrbuch der Protozoenkunde immer anerkannt habe,

stehen tatsächlich immer mit der Oberfläche in Beziehung. Ihr formbestimmender Einfluß ist fast stets perade aus dem Vorragen über sonst gleichförmige Umrisse erkennbar. Zweifel an ihrer mechanischen Leistungsfähigkeit, wie sie BETHE den Neurofibrillen gegenüber äußert, werden wohl durch ihre in der Regel beträchtliche relative Dicke und ihre oft unverkennbaren Beziehungen zu esten Hüllsubstanzen usw. ausgeschlossen.

Bei der Beurteilung der stützenden Wirkung stereoplasmatischer Fibrillen muß die Viskosität des Rheoplasmas und die Tatsache, daß letzteres einem beständigen Formwechsel unterworfen ist, sehr berücksichtigt werden. Die Viskosität des Ectoplasmas der Filopodien und der Amöben-Pseudopodien ist vielfach eine sehr erhebliche. Infolgedessen erfolgen ihre passiven Formveränderungen oft sehr langsam. Ausgestreckte Pseudopodien von *Trichosphaerium*, *Gromia* und anderen Formen können oft lange ihre Form beibehalten, welche sie nach der Vorstreckung angenommen haben. Noch stärker werden die Wirkungen der Oberflächenkräfte zurückgedrängt, wenn — wie wir z. B. bei *Gromia* sahen — während des Ausstreckens der Pseudopodien deren Oberflächenschicht dichter wird, also eine höhere Viskosität und eventuell die Eigenschaften einer festen resp. im Gelzustand befindlichen Membran annimmt. Dazu kommt noch die Anheftung der Mehrzahl der Pseudopodien mit ihren Endverzweigungen an der festen Unterlage, wie wir das speziell bei *Gromia* kennen lernten. Solche festgeheftete Pseudopodien können oft stundenlang ihre Form beibehalten. Aber selbst bei nicht festgehefteten, ins freie Wasser vorgestreckten Pseudopodien kann sogar, wenn der hohe Viskositätsgrad des Ectoplasmas nicht zu einer festen Beschaffenheit übergegangen ist, der Kraft der Oberflächenspannung aus bestimmten Quellen ein genügender Widerstand erwachsen. Wir sehen nämlich an lange ausgestreckten Pseudopodien immer wieder zentrifugale Bewegungen ablaufen. Diese können sehr langsam sein und sich auf kleine Bezirke beschränken, aber sie genügen, um uns anzuzeigen, daß diejenigen Kräfte, welche bei der Ausstreckung der Pseudopodien aktiv waren, noch weiter wirken. Sie können der Oberflächenspannung, welche die dünnen, langen Pseudopodien zu verkürzen und in kuglige Tropfen zu zerlegen strebt, die Wage halten.

Ähnliche Zusammenhänge dürfen wir auch bei den dünnen mit Achsenfäden versehenen Rhizopodien voraussetzen. Wenn Gelatinierungs- oder Quellungsdruck oder eine andere Kraftquelle die

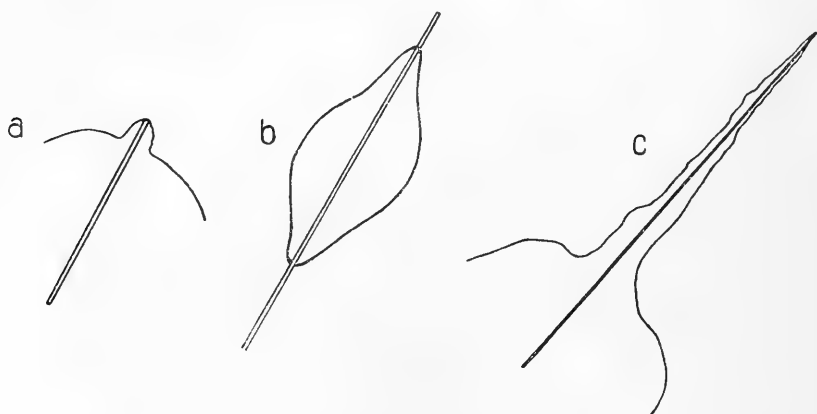
Achsenfäden in das umgebende Medium vorzuschieben vermag, so muß die gleiche Kraft wohl einer entgegenwirkenden Oberflächenspannung das Gleichgewicht halten können. Findet stets eine Verschiebung des Achsenfadens in nacktem Zustand in das umgebende Wasser statt, so kommt zunächst als einzige zu überwindende Gegenwirkung der Druck des umgebenden Wassers in Betracht, welcher wohl kein wesentliches Hindernis darstellt. Immerhin mag er die wackelnden und nutierenden Bewegungen des vordringenden Achsenfadens zum Teil verursachen.

Wir können es aber vorläufig nicht mit Sicherheit ausschließen, daß nicht stets ein feiner Überzug von Rheoplasma mit hinausgezogen wird. Auf alle Fälle bildet sich ein solcher an Masse rasch zunehmender Überzug kurz nach dem Vordringen des Achsenfadens. Er muß natürlich einen Oberflächendruck auf den Achsenfaden ausüben. Wir haben oben (S. 343) schon erörtert, daß das Widerlager an der Schale oder an den Anklebungsstellen verhütet, daß die Achsenfäden durch diese Wirkung der Oberflächenspannung wieder in das flüssige Protoplasma zurückgeschoben werden. Auch Verbiegungen und sonstige Deformationen verhindert die Verklebung, während freie Pseudopodienenden Verbiegungen erfahren, welche aber, solange das Pseudopodium wächst, durch Gegenwirkungen ausgeglichen werden und ihren Ausdruck in Bewegungen des Pseudopodien-Endes finden. So kommen denn die hierauf bezüglichen Einwände BETHE's gegen GOLDSCHMIDT's Angaben über Achsenfäden in den Pseudopodien von *Mastigamoeba* bei meinen Objekten gar nicht in Betracht.

Um mir darüber klar zu werden, ob und innerhalb welcher Grenzen feine fibrilläre Bildungen auf Flüssigkeiten formbestimmend einwirken können, ohne — wie es BETHE als unerläßlich bezeichnet — direkt in deren Oberflächenschicht eingelagert zu sein, habe ich Versuche angestellt, welche ich fortzusetzen hoffe und über welche ich zum Verständnis der uns beschäftigenden Probleme Folgendes hier einfügen möchte. Schiebt man ein feines Stäbchen durch einen Flüssigkeitstropfen, so läßt sich der letztere in die Länge ziehen. Selbst mit leichtbeweglichen Flüssigkeiten gelingt dies. Schiebt man z. B. ein sehr feines Haar durch einen auf einem Objektträger ausgebreiteten Wassertropfen, so läßt sich ein langer pseudopodienähnlicher Fortsatz des Tropfens erzeugen; das Wasser bildet einen Mantel um das Haar; dieser Überzug behält keine gleichmäßige Dicke, sondern, durch die Oberflächenspannung beeinflusst, zeigen die

einzelnen Abschnitte des Flüssigkeitsmantels die Tendenz, sich zu kugligen Tropfen zusammen zu ziehen. Dieser Kraft wirkt aber die Adhäsion an das Haar entgegen. Infolgedessen sehen wir an dem Haar entlang das Wasser eine Reihe sanduhrförmiger Figuren bilden, es entsteht ein Unduloid. Statt aber wie ein gewöhnlicher Wasserfaden schnell in getrennte Flüssigkeitstropfen zu zerreißen, erhält sich das Unduloid relativ lange.

Noch länger erhält es sich bei Flüssigkeiten von größerer Viscosität, z. B. bei Glycerin, Honig, Canadabalsam in Xylol-lösung usw. Da bleiben Bilder, welche an das Rhizopodium mit seinem Achsenfaden und seinem Rheoplasmaüberzug im äußeren Aussehen ganz außerordentlich erinnern, so lange bestehen, daß die Zeiten den Beobachtungszeiten an lebenden Pseudopodien zum mindesten gleichkommen, sie wohl bei weitem übertreffen (Textfig. Ea bis c).



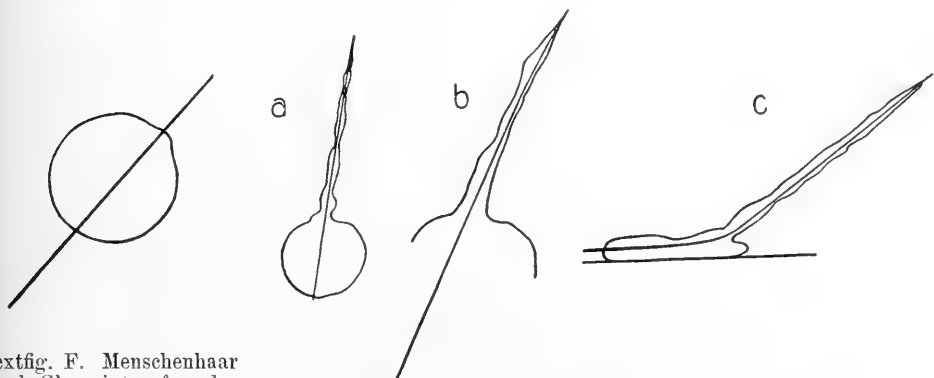
Textfig. E. Menschenhaar,

a u b in Glycerintropfen, c in Canadabalsamlösung (Xylol), von Luft umschlossen.

Zunächst führte ich meine Versuche an Flüssigkeitstropfen durch, welche in Luft auf einem Objektträger untersucht wurden. Ich wählte so kleine Tropfen und so feine Haare an, daß starke Lupen- oder Mikroskopvergrößerung zur Beobachtung notwendig war. Bei diesen Versuchen war die Oberflächenspannung der viskösen Flüssigkeiten gegen die Luft sehr groß; trotzdem konnten recht lange „Pseudopodien“ erzielt werden, ohne daß die Oberflächenspannung das Haar in den Tropfen zurückzwang. Es konnte aber

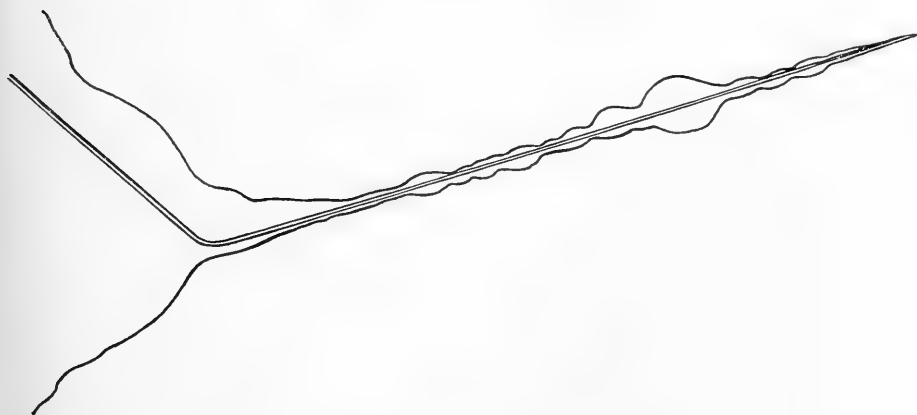
die Verdunstung an der Oberfläche des Flüssigkeitstropfens Fehlerquellen mit sich bringen (Textfig. Ga—c).

Daher setzte ich die Versuche fort mit Flüssigkeitstropfen, welche sich in einem flüssigen Medium befanden, mit welchem sie sich nicht mischten, so z. B. mit Glycerintropfen in Xylol, Canadabalsamtropfen in Glycerin. Auch hier ließen sich lange, dauerhafte Flüssigkeitsfäden von pseudopodienähnlichem Aussehen erzielen, wenn die Oberflächenspannung zwischen den beiden Flüssigkeiten bestimmte Werte besaß (Textfig. H). Auch spielt die Adhäsion der



Textfig. F. Menschenhaar durch Glycerintropfen, der von Xylol umschlossen ist, gestreckt.

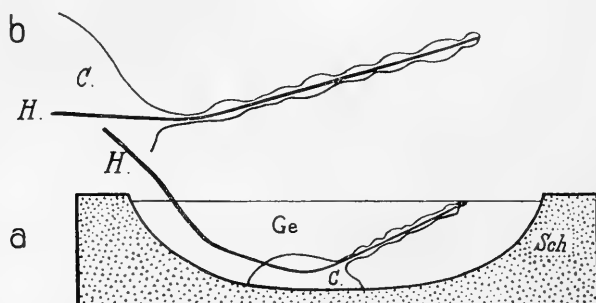
Textfig. G. Menschenhaar durch Canadabalsamtropfen gestreckt, von Luft umschlossen.
a u. b auf Unterlage. c in die Luft ragend.



Textfig. H. Menschenhaar in Canadabalsamtropfen in Glycerinmedium, auf Unterlage.

Tropfenflüssigkeit an die Fibrille eine sehr wichtige Rolle. So ließen sich sehr typische lange „künstliche Pseudopodien“ aus Canadabalsam mit Hilfe eines Haares in Glycerin mit Leichtigkeit erzielen. Glycerintropfen in Xylol untersucht lieferten nur ganz kurze Bildungen, die infolge der großen Oberflächenspannung sehr kurze Zeit sich erhielten (Textfig. F). War gar das Haar fettig, so daß es für das Glycerin nicht benetzbar war, so beeinflusste es die Oberflächengestaltung des Glycerintropfens im Xylolmedium in keiner Weise.

Um schließlich die Wirkung der Adhäsion an die Glasunterlage auszuschalten, machte ich Versuche, die Fibrille ohne Berührung mit der Unterlage durch den Tropfen durchzuführen, um zu sehen, ob sie auch dann ihren Flüssigkeitsüberzug mitnimmt. So führte



Textfig. J.

a in Glasschale (Sch) Canadabalsamtropfen (C), eingebettet in Glycerin (Ge); durch ihn ist ein Menschenhaar (H) frei durch das Glycerin vorgestreckt.

b etwas stärker vergrößerte Darstellung des entstandenen Unduloids.

ich ein feines Haar durch einen Canadabalsamtropfen, der in einer Schale in verdünntem Glycerin lag. Der frei durch letztere Flüssigkeit geführte Faden nahm einen vollständig geschlossenen dünnen Überzug in beträchtlicher Länge mit, der alsbald unduloide Form annahm und sich in dieser lange Zeit (mehrere Tage) erhielt (Textfig. Ja und b).

Bei diesen Untersuchungen zeigten sich so viele eigenartige Erscheinungen, daß es eines längeren Studiums und einer eingehenden Beschäftigung mit den physikalischen Grundlagen bedürfen wird, um sie richtig zu verstehen und ihre auffallenden Beziehungen zur Mechanik der Pseudopodienbewegung zu analysieren.

Ich habe die Fortsetzung dieser Studien auf eine ruhigere Zeit verschoben und hoffe sie wieder aufnehmen zu können.

C. Deutung der Beobachtungen.

Meine Beobachtungen hatten mich also zu dem Resultat geführt, daß außer den vielen längst bekannten Graden der Viskosität dem Protoplasma unter Umständen die Eigenschaft der „Festigkeit“ zukommen kann. Wir sahen unter unseren Augen Protoplasmastränge von einer Länge und Dünne entstehen, welche Festigkeit voraussetzt. Wir sahen solche Bildungen sich elastisch biegen und zurückschnellen, wir sahen sie knicken und abbrechen. Während des Vorüberfließens von Rheoplasma an solchen festen Protoplasmasträngen ließ sich keine Bewegung ihrer Massenteilchen erkennen; es ist also wahrscheinlich, daß deren freie Beweglichkeit, wie das für feste Substanzen charakteristisch ist, aufgehoben ist.

Wir konnten aber auch feststellen, daß der Übergang aus der flüssigen in die feste Phase sich rasch vollzieht, ohne daß ein entsprechendes Volumen einer fremden Substanz hinzugekommen wäre. Dieser Prozeß erwies sich als reversibel. Die Verflüssigung des festen Protoplasmas erfolgt ebenfalls sehr rasch.

Schon längst kennt man die Umwandlungsfähigkeit leichtflüssigen Entoplasmas in zähes Ectoplasma; bei Amöben und ähnlichen Tieren geht dieser Gelatinierungsprozeß aber nur bis zu einem hohen Grad von Viskosität. Auch dort zeigt uns jede einfache Beobachtung, daß er reversibel ist. Nur durch diesen Ecto-Entoplasmaprozeß ist uns ja die Bewegung der Amöben mit starrem, mächtigem Ectoplasma verständlich.

Nirgends waren aber die Phasen des Prozesses so klar zu beobachten, wie es nach meinen Erfahrungen an den Pseudopodien der Foraminiferen der Fall ist.

Die Gunst der Beobachtungsbedingungen veranlaßt uns auch gewisse Fragen aufzuwerfen und in Angriff zu nehmen, welche bei weniger günstigen Objekten kaum anzupacken wären. Welche Bedingungen müssen eintreten, damit in dem einen Fall das Protoplasma zäh, immer zäher, schließlich fest wird, während es im anderen den umgekehrten Weg macht und oft ganz plötzlich vom festen zum flüssigen Zustand übergeht?

Zunächst ist es ja eine bekannte Tatsache, daß Stoffe, welche die Oberflächenspannung vermindern, sich an der Oberfläche von Flüssigkeiten ansammeln und dort unter Umständen feste Häute

bilden. Man hat diese Tatsache schon oft zur Erklärung der Bildung von Plasmahäuten herangezogen. Tatsächlich hat man bei Amöben, besonders aber bei der Cystenbildung von Protozoen aus verschiedenen Gruppen den Eindruck, als träten aus dem Innern des Plasmas feine Tröpfchen einer besonderen Substanz an die Oberfläche, um sich da auszubreiten. Bei der Pseudopodienbildung konnte ich bisher derartige Beobachtungen nicht mit Sicherheit machen, achte aber bei meinen weiteren Untersuchungen auf diese Möglichkeit.

ZARNIK hat bei Gelegenheit der Schilderung der Pseudopodien von *Gromia* die Ansicht geäußert, daß die Verfestigung der Außenschicht auf die Berührung mit dem umgebenden Wasser zurückzuführen sei. Wenn ich diese Annahme auch nicht direkt widerlegen kann, erscheint sie mir in dieser Form jedenfalls sehr unwahrscheinlich.

Vor allem lassen sich die Beobachtungen bei den Rhizopodien der Foraminiferen nicht mit ihr in Einklang bringen, deren Rheoplasma doch trotz dauernder Berührung mit dem Meerwasser flüssig bleibt. Man müßte also die Annahme auf die Pseudopodien von *Gromia* oder auf die Lobo- und Filopodien beschränken.

Bei den Rhizopodien und ähnlich bei den Axopodien sehen wir die Substanz des Achsenfadens aus dem Rheoplasma in das umgebende Wasser aufschießen. Man hat den Eindruck, als ob ein Quellungsvorgang bei der Verlängerung des ganzen Gebildes beteiligt sei. Ganz ähnlich sieht das Vordringen der äußersten Spitzen von Filopodien aus, und manchmal scheinen auch Lobopodien mit mächtigem Ectoplasma sich entsprechend zu verhalten. Es ist nun nicht ohne weiteres als sicher anzunehmen, daß diese fadenförmig aufschießende Substanz am Ende solcher Pseudopodien wirklich dem Protoplasma selbst zuzurechnen ist.

Längst schon sind klebrige Bildungen an den Pseudopodien der verschiedensten Rhizopoden bekannt. RHUMBLER hat ihr Auftreten erörtert und sie für Bestandteile des Protoplasmas erklärt, während andere Forscher eher geneigt waren, sie für Secrete zu halten. GOLDSCHMIDT hat bei den Mastigamöben sogenannte „Klebkörner“ beschrieben, welche beim Kriechen dieser Tiere behilflich sein sollen, indem sie das Hinterteil während des Vorwärtsschiebens an der Unterlage festheften. Diese „Klebkörner“ hält er für Produkte des Protoplasmas. Er bringt sie in Beziehung zu den borstenähnlichen Bildungen an der Oberfläche des Ectoplasmas seiner

Mastigina setosa und glaubt, daß diese aus klebkörnerähnlichen Teilen entstanden sind. Er konnte auch ihre Beteiligung beim Erbeuten der Nahrung beobachten. Ähnliche „Klebkörner“ hat DISTASO (1908) bei *Actinophrys sol* und COLLET an den Fangtentakeln der Ephelotinen unter den Acineten beschrieben.

Nach meiner Ansicht liegen hier verschiedene Dinge vor; offenbar kommen bei amöbenähnlichen Organismen in weiterer Verbreitung Plasmadifferenzierungen vor, welche mit den Trichiten resp. Trichocysten der Ciliaten vergleichbar sind. Ihnen sind wohl jene Klebkörner der Mastigamöben anzureihen, worauf auch die Rolle, die sie bei der Nahrungsaufnahme spielen, hinweist. Jene Spitzen und Ausläufer des Protoplasmas, welche wir an den Pseudopodien beobachteten, müssen wir aber vorläufig für sich gesondert betrachten. Wir sahen sie aus dem flüssigen Protoplasma selbst hervorgehen und sich wieder in solches zurückverwandeln. Auch konnten wir niemals gesonderte Gebilde, Körnchen oder dergleichen wahrnehmen, von denen aus die Bildung der klebenden Stränge ausgegangen wäre. Allerdings, wenn bei den Foraminiferen die Achsenfäden sich bilden, sieht man zuerst ein feines Körnchen aufleuchten, welches sich alsbald zu einem stabförmigen Gebilde in die Länge zieht. Aber soviel ich bisher beobachten konnte, entsteht es in loco und wird nicht etwa schon präformiert vom Rheoplasma herangeströmt.

Immerhin könnte man daran denken, daß entweder die Trichiten, Klebkörner usw. einfach stereoplasmatische Gebilde von großer Quellbarkeit wären, oder man könnte annehmen, daß alle jene Bildungen, die wir als Stereoplasma beschrieben, Plasmaprodukte seien. Dafür würde eventuell auch die Tatsache sprechen, daß ältere Achsenfäden sich viel langsamer lösen, auch leichter auf der Unterlage zurückbleiben, als neu gebildete. Diese Frage läßt sich jetzt noch nicht entscheiden; dafür sind unsere Kenntnisse über die Zusammensetzung des Protoplasmas noch zu gering.

Vorläufig neige ich mehr zur Annahme, daß es sich um verschiedene Erscheinungsformen der kolloidalen Substanz, welche wir Protoplasma nennen, handelt; es scheinen mir alle möglichen Zwischenstadien zwischen dem Sol- und Gelzustand desselben zu sein. Da wir das Protoplasma als ein Gemisch verschiedener Substanzen ansehen müssen, so schließt das nicht aus, daß die Komponenten oder deren Mischungsverhältnisse in den verschiedenen Aggregatzuständen des Protoplasmas verschieden sind.

Die kolloidale Beschaffenheit des Protoplasmas legt es uns nahe, das Wachstum der Achsenfäden und überhaupt aller von uns beobachteten stereoplasmatischen Bildungen auf einen Quellungs-vorgang zurückzuführen. Was allerdings im gegebenen Moment eine Plasmapartie stereoplasmatisch und quellbar macht, was bei Eintritt gewisser Bedingungen die Verflüssigung herbeiführt, ist uns noch rätselhaft. Die Schnelligkeit des Vorgangs weist uns darauf hin, daß es sich um Enzymwirkungen oder um den Umschlag der Reaktion handeln könnte. Speziell die letztere Annahme scheint mir diskutabel, und einige Experimente, welche ich angestellt habe, sprechen für sie. Doch konnte ich bisher hier im Binnenlande die Experimente nicht an genügend großem und günstigem Material fortsetzen. Ich hoffe alle diese Probleme später weiter zu verfolgen.

Aber auch ohne daß wir die chemischen und physikalischen Grundlagen der von uns beobachteten Tatsachen vollkommen durchschauen, dürfen wir sie mit einigen Vorgängen an den lebenden Organismen, speziell an den Zellen, vergleichen, welche ihnen morphologisch außerordentlich ähnlich sind.

Zunächst möchte ich auf Beobachtungen an Pseudopodien gewisser Protozoen hinweisen, welche ich früher gemacht habe und welche wegen der Schwierigkeit, welche sie einer physikalischen Erklärung bereiteten, von verschiedenen Seiten, z. B. von RHUMBLER, angezweifelt wurden. Ich hatte in meiner Untersuchung über die Myxosporidien bei einigen dieser Formen, z. B. bei *Leptotheca agilis*, Pseudopodien beschrieben, welche ich als „Stemmpseudopodien“ benannte; sie sind nach rückwärts gerichtet, mit der Unterlage verklebt und stemmen durch ihre Verlängerung das Tier vorwärts. Der „Gelatinierungsdruck“, den wir offenbar bei der Verlängerung der Achsenfäden von Foraminiferen und Heliozoen wirksam werden sehen, welcher aber auch bei der Bildung ectoplasmatischer Pseudopodien von Thalamophoren und Amöben zutage tritt und bei solchen schon anerkannt worden ist, bewirkt sicherlich auch bei *Leptotheca* jene eigenartige Form der Körperbewegung. Ganz entsprechende mechanische Leistungen konnte ich im Verlauf meiner Untersuchungen gelegentlich bei allen von mir studierten Pseudopodienformen beobachten.

Aber auch ganz anderen Zellstrukturen sind die von mir an den Pseudopodien und ihren Achsenfäden beobachteten Erscheinungen außerordentlich ähnlich. Sie sind nach meiner Ansicht

wohl geeignet, gewisse aus den konservierten Präparaten bisher schon erschlossene Deutungen zu stützen und zu ihrer erneuten Untersuchung unter neuen Gesichtspunkten zu ermutigen.

Längst schon neigt man dazu, in den Spindelfasern und den Sphärenstrahlen sich teilender Zellen feste Strukturen zu erblicken. Wie ähnlich sind die von mir beobachteten Gebilde vielfach diesen Zellstrukturen. Es liegt nahe anzunehmen, daß die an den letzteren sich vollziehenden Bewegungen auf ähnlichen Gesetzmäßigkeiten beruhen, wie sie im werdenden Stereoplasma der Pseudopodien herrschen. Die längst angenommene Stemmwirkung der Spindelfasern findet ihr Vorbild in den Stemm pseudopodien. Vor allem gilt dies für die Erscheinungen, unter denen die Nebenkernspindeln der Infusorien sich in die Länge strecken. Der Gelatinierungsdruck aus dem Sol- in den Gelzustand übergehender Protoplasmapartien kann uns manche Erscheinungen an den Teilungsfiguren der Zellen erklären.

Umgekehrt sind aber auch die Bilder, welche uns bei der Auflösung des Stereoplasmas entgentreten, sehr wichtig zur Erklärung entsprechender Zellstrukturen. Ich erinnere nur an die von mir oben beschriebenen Bilder bei der Auflösung eines Achsenfadens. Die verschiedenen Etappen, auf denen sich dieser Vorgang vollzieht, wenn aus einem soliden Stab ein Flüssigkeitsstrang wird, erinnern oft in verblüffender Weise an die Bilder, welche uns während der Telophase einer Mitose an den Chromosomen entgentreten. Besonders ähnlich sind sie den Bildern, welche bei der Umwandlung von Chromosomen in Caryomere beobachtet worden sind. Sie sprechen sehr dafür, daß die Annahme berechtigt ist, daß in jenen Stadien die vorher festen Chromosomen verflüssigt werden.

Alle diese Analogien sind insofern von Wert, als sie uns erlauben, gewisse Bilder mit Zellstrukturen und an ihnen ablaufenden Vorgängen, welche im Leben beobachtet wurden, zu vergleichen. Wir gelangen dadurch auf bestimmte Fragestellungen und auf anwendbare Untersuchungsmethoden.

Das Rätsel des Protoplasmas, welches das Rätsel des Lebens in sich einschließt, wird jeden Naturforscher immer wieder anziehen. Wo wir eine Möglichkeit sehen, ihm näher zu kommen, müssen wir sie ergreifen. Ich glaube, daß die hier von mir verzeichneten Beobachtungen uns manche bisher nicht erklärbaren Besonderheiten des Protoplasmas auf bekannte Gesetzmäßigkeiten zurückzuführen

erlauben. Sie zeigen, welche neue Gesichtspunkte uns oft eine neue Methodik an viel untersuchten, alt bekannten Objekten anzuwenden erlaubt. Ich hoffe, daß eine Verfolgung der hier berührten Probleme uns ein Stück dem Ziele näher bringen wird, die Besonderheiten des Protoplasmas, der lebenden Substanz, auf Gesetze der Chemie und Physik zurückzuführen.

Literaturverzeichnis.

- AWERINZEW, S. (1903), Beiträge zur Kenntnis der marinen Rhizopoden, in: Mitt. zool. Stat. Neapel, Vol. 16, p. 349.
- , (1910), Über *Gromia dujardini* M. SCH., in: Zool. Anz., Vol. 35, p. 425.
- BETHE, A. (1911), Zellgestalt, Plateausche Flüssigkeitsfigur und Neurofibrille, in: Anat. Anz., Vol. 40, p. 209.
- BRANDT, K. (1878), Über die Axenfäden der Heliozoen und die Bewegungen von *Actinosphaerium*, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1878, 15. Oktober.
- BÜTSCHLI, O. (1892), Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma, Leipzig.
- DOFLEIN, F. (1898), Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Über Myxosporidien, in: Zool. Jahrb., Vol. 11, Anat., p. 281.
- GRUBER, A. (1884), Die Protozoen des Hafens von Genua, Halle.
- GOLDSCHMIDT, R. (1906), Lebensgeschichte der Mastigamoeben *Mastigella vitrea* und *Mastigina setosa*, in: Arch. Protistenk., Suppl.-Bd. 1, p. 83.
- SCHAUDINN, F. (1894), Über die systematische Stellung und Fortpflanzung von *Hyalopus* n. g. (*Gromia dujardini* M. SCH.), in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, p. 14.
- SCHULTZE, M. S. (1854), Über den Organismus der Polythalamien, Leipzig.
- , (1863), Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen.
- SIEDENTOPF, H. (1907), Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie, in: Ztschr. wiss. Mikrosk., Vol. 24, p. 13.
- , (1907), Paraboloidkondensor, *ibid.*, p. 104.
- , (1908), Über mikroskopische Beobachtung bei Dunkelfeldbeleuchtung, *ibid.*, Vol. 25, p. 273.
- ZARNIK, B. (1907), Über eine neue Ordnung der Protozoen, in: SB. phys.-med. Ges. Würzburg.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 19.

Alle Figuren sind bei Dunkelfeldbeleuchtung entworfen, Vergrößerungen verschieden.

Fig. 1. Rhizopodien von *Miliola* sp. Verzweigung, Anastomosensbildung; links die Achsenfäden im Vordringen, rechts im Zurückziehen begriffen.

Fig. 2. Stück eines vorrückenden Pseudopodiennetzes von *Peneroplis pertusus*.

Fig. 2 a. Pseudopodienende von *Peneroplis*. Achsenfaden vorrückend, Rheoplasma zurückströmend.

Fig. 3. *Miliola* sp. Netzbildung der Achsenfäden; rechts an einem solchen Klebfäden.

Fig. 4. *Peneroplis pertusus*. Rhizopodien; links Achsenfaden auf Reiz sich unter Krümmung zurückziehend.

Fig. 5. Rhizopodiennetz von *Rotalia* sp. Achsenfäden, Anastomosens; an den längsten Achsenfäden Klebfädchen, rechts gereizte Pseudopodien. Leuchtende Körnchen im Rheoplasma.

Fig. 6. *Miliola* sp. Achsenfäden der Pseudopodien; im Rheoplasma reichlich leuchtende Körnchen.

Tafel 20.

Fig. 7. Pseudopodienbündel von *Peneroplis pertusus*. Mittleres Bündel zeigt die vom Rheoplasma auf starken Reiz hin sich entblößenden Achsenfäden, die sich biegen, verknittern und verkleben und schließlich zurückgelassen werden.

Fig. 7a. Zurückgebliebenes, vom lebenden Körper ganz abgelöstes Bündel von Achsenfäden.

Fig. 8. *Acanthocystis turfacea*. Feine Achsenfäden der Pseudopodien. Am Ende einiger derselben Flüssigkeitsblasen mit leuchtendem Umriß. Unten rechts ein Achsenfaden, an dem ein kleines Flagellat angeklebt ist, durch dessen Bewegungen der elastische Achsenstab gebogen und schließlich abgebrochen wurde.

Fig. 9. *Actinophrys sol*. Pseudopodien mit Achsenfäden; unten rechts zwei von ihnen geknickt.

Fig. 10a u. b. *Acanthocystis turfacea*. Verflüssigungsvorgänge am Ende der Achsenfäden.

Fig. 11. *Nuclearia delicatula*. Ganzes Tier mit Gallerthülle und außen anhaftenden Bakterien und Detritusteilchen. Pseudopodien zum Teil kurz, strahlenförmig, zum Teil lang und mit der Unterlage verklebend. Links oben ein Achsenfaden unter dem Einfluß einer Berührung verbogen. Rechts ein Pseudopodium mit viel leuchtenden Körnern im Rheoplasma, das ein kleines Flagellat gefangen hat.

Fig. 12. *Nuclearia delicatula*. Lange Pseudopodien im Rückzug begriffen; wulstige Ansammlungen von Rheoplasma an der Basis, Verflüssigung der Achsenfäden, Verschmelzung mehrerer Pseudopodien.

Fig. 13. *Acanthocystis turfacea*. a Achsenfaden mit Endbläschen mit leuchtendem Umriß. b Achsenfäden unter Verbiegung sich einem Bacterium nähernd. c Achsenfaden an einer Stelle durch eine Lücke, an zwei Stellen durch einen Tropfen unterbrochen.

Fig. 14. *Actinosphaerium eichhorni*. Geknicktes Pseudopodium mit gebrochenem Achsenfaden.

Fig. 15. *Actinosphaerium*. Axopodium.

Tafel 21.

Alle Figuren bei Dunkelfeldbeleuchtung entworfen.

Fig. 16. *Actinosphaerium*. Zwei Axopodien mit spiral gedrehter Rheoplasmalamelle.

Fig. 17. *Peneroplis pertusus*. Endstück eines vorrückenden Achsenfadens mit Klebfädchen.

Fig. 18 u. 19. *Amoeba verrucosa* in zwei Bewegungsphasen.

Fig. 20. *Gromia dujardini*, beim Ausstrecken von Pseudopodien.

Fig. 21. *Gromia* beim Ausstrecken von Pseudopodien; Plasmamasse an der Schalenmündung, spitze Pseudopodien, Verbindung des Mündungsplasmas mit dem Plasma in der Schale.

Fig. 22. *Gromia*; beginnende Gabelung von Pseudopodien.

Fig. 23. *Gromia*; ebenso, und Bildung von Klebfädchen.

Fig. 24—26. *Gromia*; Bilder beim Zurückziehen von Pseudopodien.

Fig. 24. Beginnende Wiederausstreckung nach Einziehung.

Fig. 25. Plasmamassen an der Mündung der Schale, aus verschmolzenen eingezogenen Pseudopodien entstanden. Beginn der Neuausstreckung von Pseudopodien.

Fig. 26. Wiederausgestreckte Pseudopodien, infolge neuer Reizung zerknittert.

Fig. 27 u. 28. *Gromia dujardini*. Enden langer, in der Ausstreckung befindlicher Pseudopodien mit Klebfädchen und Anheftungsfortsätzen.

Tafel 22.

Alle Figuren sind bei gewöhnlicher Beleuchtung (ABBÉ'scher Kondensor, durchfallendes Licht) gezeichnet.

Fig. 29. Mündungsregion einer *Gromia dujardini*, mit nach Zurückziehung in neuer Ausstreckung befindlichem Pseudopodienbündel.

Fig. 30. In starker, zentrifugaler Bewegung befindlicher Pseudopodienbaum von *Gromia dujardini*; sperrige Beschaffenheit der Verästelung, geradliniger Verlauf, spitze Enden der Pseudopodien. An einer Stelle scheinbare Anastomose.

Fig. 31. *Gromia dujardini* mit ziemlich reichlich verästelttem Pseudopodienbaum; vielerlei Bildungen der vorströmenden und rückfließenden Pseudopodien.

Fig. 32. Enden frischausgestreckter Pseudopodien von *Gromia*.

Fig. 33. Dieselben wenige Minuten später nach erfolgter Reizung.

Fig. 34. Pseudopodien nach Reizung; beginnende Stereoplasma-Auflösung.

Fig. 35. Basalteil von Pseudopodien mit noch nicht gelösten Schollen von Stereoplasma auf dem flüssig gewordenen Plasma.

Fig. 36. Spirale Streifung der Pellicula, Kantenbildung infolge der Schrumpfung. Stereoplasmaschollen.

Fig. 37. Beginnende Lösung und Schrumpfung der Pellicula auf einem dicken Pseudopodium.

Fig. 38. Spiralige Schrumpfung der Pellicula, Kantenbildung auf einem gereizten Pseudopodium.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Studien am Integument der Reptilien.

VII. Bau und Entwicklung der Eidechsenkrallen.

Von

Dr. W. J. Schmidt,

Privatdozent in Bonn (Zool. Inst.).

Mit Tafel 23—27 und 23 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	386
I. Form, Bau und Wachstum der Eidechsenkrallen .	388
1. Allgemeiner Teil	388
a) Krallenplatte	394
b) Krallensohle und Ausfüllungshorn	407
c) Histologisches	410
2. Ausbildung der Krallen bei verschiedenen Familien der Saurier	415
a) Geckoniden und Uroplatiden	416
b) Agamiden	420
c) Iguaniden	424
d) Anguinen	425
e) Tejiden	425
f) Lacertiden	426
g) Gerrhosauriden	427
h) Scinciden	428
i) Chamaeleontiden	430

	Seite
II. Entwicklung der Eidechsenkrallen	432
1. Entwicklung der äußeren Form der Kralle	432
2. Histogenese der Kralle	440
a) Krallenplatte	440
Erste Anlage der Krallenplatte	440
Anlage der oberen Krallenplatte	446
Anlage der unteren Krallenplatte	452
b) Krallensohle und Krallenpolster	462
c) Krallenwall und Krallenfalz	467
Schlußbemerkungen: Allgemeines über den Bau der Hornzellen in der Eidechsenepidermis	472

Einleitung.

Einige gelegentliche, schon früher kurz erwähnte Beobachtungen (W. J. SCHMIDT, 1913) über Bau und Entwicklung der Eidechsenkrallen veranlaßten mich, diesem Gegenstand eine eingehendere Untersuchung zu widmen. Damals konnte ich die Ontogenese nur an wenigen, nicht durch hinreichende Übergänge verbundenen Stadien bei einer Art, *Geckolepis polylepis* BTTR., verfolgen. Mein verehrter Freund Herr Prof. AD. STRUBELL stellte mir von ihm selbst gesammeltes und ausgezeichnet konserviertes embryonales Material von Geckoniden und Agamiden (s. S. 432) zur Verfügung, das, von mir noch durch einige Lacertiden- und Scinciden-Embryonen ergänzt, vollkommen hinreichte, alle wesentlichen Verhältnisse bei der Entwicklung der Eidechsenkrallen zu klären. Auch hier sage ich dem gütigen Spender des Materials herzlichen Dank!

Die Krallen der erwachsenen Saurier sind bis jetzt, abgesehen von einer kurzen Bemerkung WIEDERSHEIM'S (1875), nur von BOAS (1894) bei *Uromastix*, *Varanus*, *Iguana*, von mir (W. J. SCHMIDT, 1913) bei *Geckolepis* und *Uroplatus* untersucht worden. In der vorliegenden Arbeit habe ich Vertreter fast aller größeren Eidechsenfamilien (s. S. 415 f.) auf das Verhalten der Krallen geprüft. Das hierfür verwandte Material stammt meist von Exemplaren, die mir das Senckenbergische Museum seinerzeit (W. J. SCHMIDT, 1909) zur Untersuchung der Parietalorgane überließ. Über die Entwicklung der Eidechsenkrallen liegen bis jetzt, abgesehen von meinen oben erwähnten Beobachtungen, keine Untersuchungen vor; doch verdienen hier die Arbeiten von VOELTZKOW (1899) und von GÖLDI (1900) Erwähnung, die einiges

das Krallenpolster der Crocodile Betreffende bringen; ich habe diese Mitteilungen schon früher gewürdigt (W. J. SCHMIDT, 1913, p. 451).

Hinsichtlich der Untersuchungsmethoden sei folgendes bemerkt. Die Krallen der erwachsenen Tiere wurden, soweit es sich um größere Formen handelt, zum Teil „ausgeschuht“ und dann halbiert, um Einblick ins Innere zu gewinnen. Kleinere Krallen leiden beim Ausschuhlen gewöhnlich; daher verarbeitete ich sie meist nach Entfernung des Krallenwalles mitsamt ihrem Inhalt (der umschlossenen Endphalange usw.) zu Balsampräparaten. Da die Eidechsenkrallen durchweg seitlich stark zusammengedrückt sind, bieten solche Präparate sehr hübsche optische Medianschnitte der Krallen, nach denen die meisten Textfiguren gewonnen wurden. Bei einer Anzahl von kleineren Krallen gelang es, unter dem Binokularmikroskop, durch schichtenweises Abtragen der Hornmassen auf einer Seite die Kralle bis zur Hälfte zu eröffnen, die Endphalange zu entfernen und auf diese Weise eine Innenansicht der Kralle zu erlangen. Im Gegensatz zu Boas habe ich überwiegend kleine Krallen untersucht, die, als Totalpräparate hergerichtet, auch Strukturverhältnisse (Zusammenfügung der oberen und unteren Krallenplatte, Pigmentierung u. dgl.) bei mittleren Vergrößerungen erkennen lassen. Für die Beobachtung der Schichtung und des Baues der doppelbrechenden Hornmassen leistet manchmal polarisiertes Licht gute Dienste. Die Krallen von *Uroplatus* und *Calotes* führte ich nach Entkalkung der umschlossenen Endphalange in Celloidin über, das durch 70% Alkohol gehärtet wurde. Dann wurden die Objekte durch chloroformhaltigen 95% und absoluten Alkohol entwässert und in Cedernöl übergeführt. Die mit sehr schräggestelltem Messer hergestellten Querschnitte von 45–60 μ Dicke kamen ungefärbt in Balsam. Sie genügten vollkommen, um die wichtigen Schichtungsverhältnisse klarzulegen. Auch einige histologische Details, z. B. der Reichtum der in Verhornung begriffenen Zellen an Plasmafasern und die Aufnahme des Melanophorenpigments in die Zellen der Epidermis, konnten an diesen Präparaten beobachtet werden. Von anderen Krallen wurden mit dem Rasiermesser Querschnitte hergestellt, die zum Studium der Formverhältnisse ausreichten. Durch Erwärmung ausgeschuhter Krallen mit konzentrierter Schwefelsäure gelang es, die Hornzellen zu isolieren.

Vom embryonalen, meist mit Sublimat fixierten Material wurden zum Verfolgen der Formveränderungen in der Ontogenese ausgewählte Stadien der Krallenentwicklung unter Alkohol im ganzen gezeichnet, dann einige Zehenspitzen zu Totalpräparaten in Balsam

verarbeitet, teils ungefärbt, teils mit Boraxkarmin, Pikrokarmin oder verdünntem DELAFIELD'schen Hämatoxylin gefärbt, die meisten aber in Längs- und Querschnittreihen von 5—7,5 μ zerlegt und fast ausschließlich mit HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin tingiert. Während die jüngeren Stadien sich leicht schneiden lassen, erwiesen sich die älteren mit zunehmender Verhornung der Krallenplatte als immer widerspenstigere Objekte. Die besten Erfolge erzielte ich beim Überführen der Objekte mittels Chloroform oder Cedernöl in Paraffin von 45, dann 60° C Schmelzpunkt, in dem sie etwa 24 Stunden verblieben. Es scheint mir, als wenn durch den Einfluß der höheren Temperatur bei der Paraffineinbettung in den Hornmassen Spannungen auftreten, die sich beim Herstellen der Schnitte ausgleichen und oft ein Runzeln derselben herbeiführen, das sich kaum beseitigen ließ und sonst tadellose Schnitte verdarb oder wenigstens verunstaltete. Da bei Längsschnitten nur die medialen Schnitte übersichtliche Bilder geben, habe ich viel Mühe auf genaue Orientierung der Objekte beim Schneiden verwandt. In den wenigen Fällen, in denen das Ergebnis trotzdem nicht befriedigte, mußte ich die Zeichnungen aus 2—3 aufeinanderfolgenden Schnitten kombinieren (Taf. 25 Fig. 40 u. Taf. 27 Fig. 55), indem ich jedem Schnitt die der Medianebene am nächsten gelegenen Teile entnahm.

Die Größenangaben der Embryonen beziehen sich auf die Länge einschließlich des Schwanzes. Sie wurden so gewonnen, daß ich der Rückenseite des eingerollten Embryos entlang von der Schnauzenspitze bis zum Schwanzende einen Faden legte, der dann abgerollt gemessen wurde. Nur die Stadien von *Draco* sah ich mich genötigt mit A—E zu bezeichnen, weil mir die abgeschnittenen Füße allein vorlagen; sie entstammten Entwicklungsstadien, die LAFRENTZ (1914) in seiner Arbeit über den Fallschirm von *Draco* verwendet hat.

I. Form, Bau und Wachstum der Eidechsenkrallen.

1. Allgemeiner Teil.

Die Krallen der Wirbeltiere sind Hornscheiden, welche die Endglieder der Finger und Zehen umhüllen. Nur bei den primitiven Ausgangszuständen der Krallen, die uns in dem kegelförmigen Hornmantel der Fingerspitzen mancher Urodelen, etwa bei *Menobanchus*, vorliegen, ist die Hornscheide allseits gleichmäßig

entwickelt. Sobald die Verhornung mächtiger wird und eine schärfere Zuspitzung der Zehen erfolgt, wie bei *Siren lacertina*, tritt eine Abflachung der Ventralseite des Hornmantels ein, infolgedessen die Kralle sich in einen dorsolateralen Abschnitt, die Krallenplatte, und einen ventralen, die Krallensohle, gliedert. Beide Abschnitte, Teile eines ursprünglich einheitlichen Ganzen, bestehen hier noch aus gleich dicker Hornmasse und lassen auch strukturell keinen Unterschied erkennen. Aber noch innerhalb der Urodelen, bei *Onychodactylus*, kommt es zu einer Weiterbildung der Kralle, die mit der Amniotenkralle wesentliche Grundzüge des Baues gemeinsam hat: die Krallensohle reicht weniger weit nach hinten als die Platte und ist bedeutend schwächer als diese; ferner, die Krallenplatte wird in ihrem dorsalen Teil viel stärker als an den Seiten, und damit ist ihre für die mechanische Leistung der Kralle wichtige Differenzierung in Krallentrücken und Krallenseiten angebahnt, die bei den Sauriern und Säugern besonders gut ausgeprägt anzutreffen ist. Bei *Siren lacertina* ragt die Kralle distal als stark ventral gekrümmter Haken über das Zehenende frei vor; daraus geht hervor, daß auch hier schon das Wachstum der Epidermis nicht senkrecht zu ihrer Fläche, sondern schräg nach vorn stattfindet und demnach die gebildeten Hornmassen ständig in distaler Richtung verschoben werden. Diese Eigentümlichkeiten der *Siren*-Kralle veranlassen GOEPPERT mit Recht, Urodelen- und Amniotenkralle für homolog zu betrachten und somit in der Kralle eine Bildung zu sehen, die unabhängig von anderen Horngebilden (Schuppen) entstand. (Vgl. zu diesem Abschnitt GOEPPERT, 1898.)

BOAS (1894) hat gezeigt, daß die Krallen der Amnioten nach dem Grad ihrer Ausbildung in zwei Gruppen zu sondern sind, deren erste die Crocodile, Schildkröten und Vögel, deren zweite die Eidechsen und Säuger umfaßt. Der wesentliche Unterschied beider Gruppen besteht darin, daß bei den Krallen der Crocodile, Schildkröten und Vögel das ganze unter der Krallenplatte gelegene Stratum Malpighii Hornsubstanz erzeugt, daß es in seiner ganzen Ausdehnung eine Matrix für die Kralle darstellt, während bei den Eidechsen und Säugern nur ein proximaler Teil des Stratum Malpighii, die Basalmatrix, Horn liefert, fertil ist, während der Rest steril bleibt, also der Krallenplatte keinen Zuschuß an Hornsubstanz gibt. Die Innenfläche der Kralle über dem fertilen Rete Malpighii (= Basalmatrix, im Gegensatz zu Terminalmatrix s. unten) nennt BOAS Fertilfläche, über dem sterilen Rete Steril-

fläche. Die beiden Abschnitte der MALPIGHI'schen Schicht sind histologisch daran kenntlich, daß das fertile Rete durch eine intermediäre Schicht in Bildung begriffenen Horns nach außen hin in die Hornschicht allmählich übergeht, während das sterile Rete unvermittelt und scharf abgesetzt an das Stratum corneum grenzt. Die deutliche Sonderung der beiden Schichten im sterilen Bezirk hat eben ihren Grund darin, daß das dem sterilen Rete aufliegende Horn nicht von ihm selbst an Ort und Stelle gebildet wurde, sondern von der Basalmatrix her stammt und, durch die den Krallen eigene, distale Wachstumsrichtung nach vorn geschoben, über das sterile Rete zu liegen kam. Das von der Basalmatrix gelieferte Horn gleitet somit über das sterile Rete hinweg, ohne von ihm Zuschuß zu erhalten. Indessen besteht ein fester Zusammenhang zwischen der Hornmasse und dem sterilen Rete. Das Vorhandensein der proximalen, fertilen Basalmatrix und des distalen sterilen Abschnittes des Stratum Malpighii läßt sich auch, wie BOAS dargetan hat, unschwer aus den Dickenverhältnissen der Krallenplatte ablesen. Die Dicke der Hornmassen kann über die Basalmatrix hinaus nicht mehr zunehmen; sie bleibt die gleiche; nimmt sie ab, so ist das auf Abnützung der Krallen zurückzuführen. Im Bereich der Krallensohle kommt es nicht zur Differenzierung von fertilem und von sterilem Rete: sie wird von der ganzen Fläche des ihr zugehörigen Stratum Malpighii geliefert.

Dieses den Eidechsen und Säugern eigene Verhalten wird bei den letzten noch dadurch kompliziert, daß das sterile Rete nicht bis zur Spitze der Krallen reicht, sondern kurz vor der Spitze wiederum Hornbildung stattfindet. Dieser vordere fertile Abschnitt des Stratum Malpighii heißt Terminalmatrix. Bei ihrer Anwesenheit nimmt natürlich von ihrem Beginn an die Dicke der Krallenplatte wieder zu.

Bei *Varanus* stellte BOAS fest — wir werden zeigen, daß es sich um eine fast allen Eidechsenkrallen zukommende Eigentümlichkeit handelt —, daß die Basalmatrix in zwei Stücke zerfällt, deren jedes für sich Horn produziert. Das äußert sich in einer Zusammensetzung der Krallenrückens aus zwei deutlich getrennten übereinandergelegenen Schichten, die wir in Anknüpfung ans Längsschnittbild kurz als obere und untere Krallenplatte bezeichnen werden; die obere (äußere) Krallenplatte stammt vom proximalen Abschnitt der Basalmatrix, die untere (innere) vom distalen (s. S. 395 f.).

Bei Crocodilen, Schildkröten und Vögeln konnte BOAS noch eine

weitere, mehr untergeordnete Partie der Kralle unterscheiden, das Ausfüllungshorn, eine lockere Hornmasse am distalen Krallenende zwischen Sohle und Platte, welche die röhrenförmige Lücke zwischen beiden ausfüllt. GOEPPERT (1898) erläutert an den Krallen des Anuren *Dactylethra*, hochentwickelten Gebilden, die einen ohne Fortsetzung gebliebenen Seitenzweig der Amphibienkrallen darstellen, wie die Bildung des Ausfüllungshornes aus den Wachstumserscheinungen der Kralle zu erklären ist. Das Ausfüllungshorn wird von den Zellen des Stratum Malpighii im Winkel von Sohle und Platte geliefert, die wir als Matrix des Ausfüllungshorns bezeichnen wollen. Diese vermehren sich senkrecht zu ihrer basalen Fläche, in der Richtung der Krallenachse. Das Ausfüllungshorn befindet sich somit in bezug auf das Längenwachstum der Kralle im Nachteil gegenüber der Krallenplatte mit schräger Wachstumsrichtung. Da das Ausfüllungshorn aber hinter dem Wachstum der Krallenplatte nicht zurückbleiben kann, muß seine Hornmasse notwendigerweise lockere Beschaffenheit annehmen. Auch bei den Sauriern ist Ausfüllungshorn vorhanden; meist wenig umfangreich, kann es in einigen Fällen einen recht markanten Teil der Kralle darstellen.

Was die Nomenklatur der Krallenteile angeht, so ergab sich schon aus dem Gesagten die Bedeutung von Krallenplatte, Krallentrücken, Krallenseiten, Krallensohle, Ausfüllungshorn, Basalmatrix, Terminalmatrix, Sterilfläche, Fertilfläche. Die Basalpartie der Kralle ist von einer ringförmigen Hautfalte, dem Krallenwall, schützend umgeben, der nur der Amniotenkralle zukommt und ihr nur ausnahmsweise (bei *Echidna* nach BOAS) fehlt. Man kann an ihm den mächtig entwickelten dorsalen Krallenwall längs dem Rand der Krallenplatte und den ventralen an der Krallensohle unterscheiden. Der spaltartige Raum zwischen Krallenwall und Kralle heißt Krallenfalz¹⁾; er gliedert sich entsprechend dem Wall in einen dorsalen und ventralen Falz. Soweit die Krallenplatte vom Krallenwall bedeckt ist, heißt sie Krallenwurzel. Die unter der Krallenplatte gelegene Haut (Epidermis + Cutis) wird als Krallenbett bezeichnet. Der von der Kralle umschiedene Raum, welcher die Endphalange, Bindegewebe, Blutgefäße usw. enthält, sei kurz Krallenhöhle benannt. Einige andere Bezeichnungen (Krallen-

1) In meiner kurzen Mitteilung (1913) über die Krallen von *Gecko* *lepis* und *Uroplatus* ist irrtümlich Krallenbett statt Krallenfalz gebraucht worden; es muß dort überall Krallenfalz heißen.

rinne, Krallenröhre, Rückenwulst, Sohlenhöhle) sollen später erläutert werden. —

Wenden wir uns nach diesen einführenden Betrachtungen der Eidechsenkralle im besonderen zu.

Nach der Form der Krallen lassen sich 2 Typen unterscheiden, die ihren Hauptfunktionen, dem Klettern und Graben, entsprechen. Sie stehen nicht isoliert da, sondern sind durch vielfältige Übergänge verbunden, lassen sich auch nicht auf einzelne systematische Gruppen verteilen, sondern kommen in vielen Familien, durch Übergangsformen verknüpft, nebeneinander vor (vgl. Spezieller Teil: *Agamidae*, *Iguanidae*, *Scincidae*) entsprechend dem Gebrauch der Krallen. Nur solche Familien, deren sämtliche Mitglieder die Krallen gleichmäßig verwenden, etwa alle Kletterer sind wie die Geckoniden und Chamaeleontiden, zeigen ein und dieselbe Krallenform. Wenn somit die Form der Krallen sich im wesentlichen aus ihrer Funktion ergibt, so bieten doch die Krallen mancher Familien Verhältnisse dar — es sei hingewiesen auf die Krallenröhre der Geckoniden —, die sich nicht aus der Funktion allein erklären lassen, sondern deren Vorkommen den phyletischen Zusammenhang der Formen widerspiegelt. So kommt es auch, daß die Kletterkrallen verschiedener Familien, miteinander verglichen, neben Übereinstimmungen auf Grund gleicher Funktion, Verschiedenheiten systematischer Natur aufweisen. Gleiche Funktion und systematische Zusammengehörigkeit bestimmen aber den Krallentypus so scharf, daß es oft möglich ist, nach der Beschaffenheit der Krallen allein die Familienzugehörigkeit einer Form festzustellen.

Kletterkrallen (vgl. Textfig. Aa u. b) sind gekennzeichnet durch lange, scharfe Spitze, starke Längskrümmung und seitliche Abplattung. Die scharfe, gekrümmte Spitze ermöglicht, daß die Kralle in die kleinsten Vertiefungen und Unebenheiten der Unterlage eingeschlagen werden kann und so Halt gewinnt. Beim Klettern an senkrechten Wänden tragen die Krallen die ganze Last des Körpers. Infolge ihrer Krümmung wird nicht die Spitze allein beansprucht, sondern der Zug verteilt sich auf die ganze Kralle. Einem Durchbiegen der Kralle unter dieser Belastung wirkt einmal die Krümmung der Kralle entgegen, dann aber auch die seitliche Abflachung, indem die Krallenseiten gleichsam die Sehne des vom Krallenrücken gebildeten Kreisbogens darstellen und sich seiner Abflachung durch Zug widersetzen. Sicherlich sind in vielen Fällen Einrichtungen vorhanden, um die Krallen in der zum Haften ge-

eigneten Stellung ohne Beanspruchung von Muskelkraft zu erhalten. Darauf näher einzugehen, liegt außer dem Rahmen unseres Themas (s. S. 419).

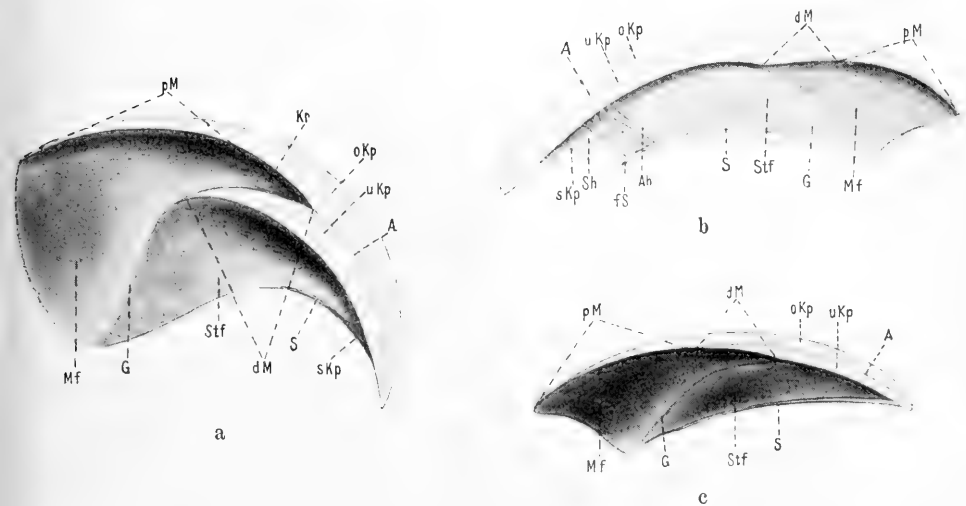


Fig. A.

Innenansicht ausgeschuhter halbielter Krallen: a von *Uroplatus*, 13:1; b von *Calotes*, 10:1; c von *Tupinambis*, 3,6:1.

Mf Matrixfläche. *Stf* Sterilfläche. *G* Grenze zwischen beiden. *oKp* obere Krallenplatte. *uKp* untere Krallenplatte. *A* Achse des Krallenrückens. *pM* proximale Matrixfläche der oberen Krallenplatte. *dM* distale Matrixfläche der unteren Krallenplatte. *Kr* Krallenröhre. *S* Krallensohle. *fS* frei vorstehendes Stück der Sohle. *sKp* freier Seitenrand. *Sh* Sohlenhöhle. *Ah* Ausfüllungshorn.

Die Grabkrallen (vgl. Textfig. Ac) sind schwächer gekrümmt, seitlich weniger zusammengedrückt und mit kurzer, stumpfer Spitze versehen. Der Krallenrücken, aus dem die Krallenspitze hervorgeht, ist bei ihnen im Vergleich zu den übrigen Krallenteilen durchweg schwächer entwickelt als bei den Kletterkrallen, dagegen ist die beim Graben der Abnutzung besonders ausgesetzte Sohle oft kräftig ausgebildet. Die Krallenspitze tritt an Bedeutung zurück, da die ganze Kralle als Schaufel benutzt wird. Bei jungen Tieren kann man feststellen, daß auch bei Grabkrallen die Krallenspitze ziemliche Länge besitzt; bei älteren Exemplaren der gleichen Art ist sie infolge des Gebrauchs kürzer und stumpfer. Die Krallenspitze kann sogar ganz verschwinden, so daß die Sohlenhöhle (s. u.), die sich bei den Kletterkrallen ventral öffnet, an dem distalen Ende

der Kralle mündet. Es spielt also für die definitive Form der Grabkrallen auch die durch den Gebrauch hervorgerufene Veränderung der Spitze eine ausschlaggebende Rolle, und in gleicher Weise wie die Zähne mancher Säuger werden auch die Krallen durch Abnutzung auf eine bestimmte Form gebracht oder darin erhalten. Da auch bei den Grabkrallen durch das Vorhandensein einer Krallenrinne (s. u.) die Möglichkeit zur Erzielung einer scharfen Spitze gegeben ist, diese aber durch die Tätigkeit der Kralle zugrunde geht, so ist wohl die Annahme gerechtfertigt, daß die Kletterkrallen den ursprünglichen Typus der Kralle bei den Sauriern darstellen und die Grabkrallen gewissermaßen einen degenerierten Zustand jener darstellen.

Wir gehen jetzt zur Besprechung der einzelnen Teile der Kralle über.

a) Krallenplatte.

Viele Krallen zeigen nach Entfernen des Krallenwalles schon äußerlich und makroskopisch die Ausdehnung der Basalmatrix durch eine weißliche Färbung, die gegen den übrigen mehr durchsichtigen, gelblichen oder bräunlichen Teil der Kralle absticht. Ursache dieser weißlichen Färbung ist die Anwesenheit noch weicher, unvollkommener keratinisierter Zellenmassen unter der äußeren Hornschicht; erst das fertige Horn ist durchscheinend. Zunächst fühlt man sich versucht, diesen weißlichen Teil als die durchscheinende Phalange zu deuten; aufgehellte Krallen zeigen aber, daß die Phalange viel weiter nach vorn reicht und sich im mittleren Teil der Krallenhöhle hält, während diese weiße Partie dagegen — an den Krallenseiten unter konkaver Begrenzung nach vorn — nach dem Rücken der Kralle emporstrebt und hier in einen langen, schnabelartigen Fortsatz ausläuft.

Auch an ausgeschuhten halbierten Krallen (Textfig. Aa—c) lassen sich durchs Relief der Innenseite Matrix- (*Mf*) und Sterilfläche (*Stf*) leicht voneinander abgrenzen: da die Krallenplatte bis zum Beginn der Sterilfläche an Dicke zunimmt, weiterhin aber die gleiche Stärke beibehält, prägt sich die Grenze von Matrix- und Sterilfläche als eine Kante (*G*) aus.

Wie schon mehrfach erwähnt, ist die dorsale Partie der Krallenplatte, der Krallenrücken, gegenüber den Seitenteilen ganz bedeutend verstärkt (vgl. Textfig. C u. D). Ursache davon ist das Verhalten der Matrix, die in Form des langen schnabelartigen

Fortsatzes hier weit nach vorn ragt und eine Verstärkung der Hornmassen dieser Gegend bewirkt (s. S. 399f.). Durch einen eigenartigen Querschnitt dieser Zunge der Matrix wird erreicht, daß der Krallenrücken eine Zusammensetzung aus dütenförmig ineinander gesteckten Hornkegeln erhält, die funktionell von großer Bedeutung ist. Um das Zustandekommen dieser Schichtung zu verstehen, ist das Studium von Längs- und Querschnitten nötig. Wir beginnen mit der Betrachtung der Längsschnittbilder des Krallenrückens.

Mit Ausnahme von *Trachysaurus* und *Brookesia* ließen alle untersuchten Saurierformen auf den Längenschnitt der Kralle im Rücken eine obere und untere Krallenplatte unterscheiden (*oKp*, *uKp* Textfig. A u. B). Die Bezeichnung obere und untere Krallenplatte darf nicht mißverstanden werden, da beide nur Teile der ineinander gesteckten Horndüten darstellen. Wenn ich diese Ausdrücke anwende, so geschieht es nur, um eine kurze Bezeichnung für die immer wiederkehrenden Eigentümlichkeiten des Längsschnittbildes zu haben. Auf dem optischen oder wirklichen Medianschnitt sieht man nämlich den Krallenrücken in zwei übereinanderliegende Schichten gesondert, von denen die obere sich auf den ganzen Bereich der Kralle von der Spitze bis zur Wurzel erstreckt, die untere dagegen niemals bis zum proximalen Ende der Kralle reicht, sondern mehr distal beginnt, sich aber bis zur Spitze verfolgen läßt. Auf Schnitten seitlich von der Medianebene (bzw. bei höherem oder tieferem Einstellen aufs Totalpräparat) verschwindet die Grenze zwischen beiden Krallenplatten, und sie gehen ineinander über. Schon diese Beobachtung lehrt, daß obere und untere Krallenplatte nicht etwa in einer breiten Fläche aneinanderstoßen, sondern daß die allein im Medianschnitt sichtbare Sonderung beider Schichten linienartig erfolgt. Ich bezeichne diese Linie als Achse (*A*, Textfig. A u. B) der Kralle; sie ist nichts anderes als die Summe der Spitzen der ineinander gesteckten Hornkegel, wie aus einem Vergleich mit Querschnitten hervorgeht.

In der Achse stoßen die (auf der Zusammensetzung aus Düten beruhenden) Schichtungslinien der oberen und unteren Krallenplatte unter einem spitzen, zur Krallenbasis hin offenen Winkel zusammen (Textfig. B). Die Größe dieses Winkels ist bei den einzelnen Formen verschieden. Im allgemeinen treffen die Lamellen der oberen Krallenplatte unter kleinerem Winkel auf die Achse als jene der unteren. Verfolgt

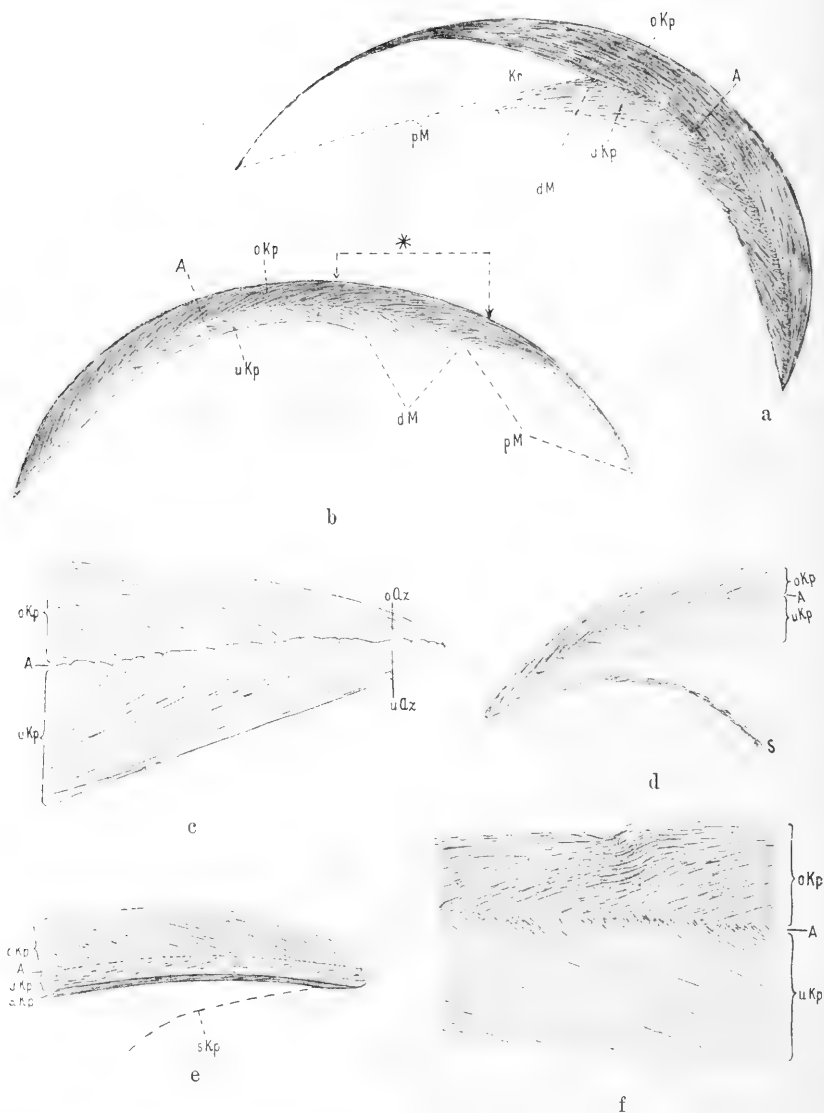


Fig. B.

Bau des Krallenrückens im medianen optischen Längsschnitt. a Krallenrücken von *Uroplatus*, 30:1. b Krallenrücken von *Draco*, 35:1. c Krallenspitze von *Uroplatus*, 240:1. d Krallenspitze von *Lygosoma*, 66:1. e Krallenspitze von *Sceloporus*, 47:1. f mittleres Stück des Krallenrückens von *Lacerta*, 138:1. oKp obere Krallenplatte. uKp untere Krallenplatte. A Achse. oAz obere, uAz untere Achsenzellen. Kr Krallenröhre. sKp freier Seitenrand. S Sohle.

man die Schichtung der oberen Krallenplatte genauer, so sieht man, daß der Schichtungswinkel der Hornmassen gegen die Achse nicht durch die ganze Dicke der Krallenplatte hindurch gleichbleibt, sondern nach außen hin an Größe abnimmt, so daß die Lamellierung der äußeren Hornmassen der Achse fast parallel verläuft. Das gleiche Verhalten zeigt, allerdings bei weitem nicht so ausgeprägt, die untere Krallenplatte. Bei einer Reihe von Formen, besonders schön bei *Uroplatus*, machen sich die in der Achse zusammenstoßenden Hornzellen durch ein abweichendes Verhalten bemerkbar. Diese Zellen, als Achsenzellen (*Az*, Textfig. Bc) seien sie bezeichnet, legen sich nämlich mit breiten Flächen aneinander und bilden insgesamt eine Zickzacklinie (vgl. W. J. SCHMIDT, 1913, Textfig. V). Bei *Uroplatus* sind vor allem die Achsenzellen der unteren Krallenplatte erweitert (*uAz*, Textfig. Bc). In anderen Fällen verhalten sich beiderlei Achsenzellen gleich. Vielfach sind überhaupt die Achsenzellen nicht von den übrigen verhornten Zellen zu unterscheiden. Auch stellt die Achse nicht immer eine genau definierbare Linie, eventuell Zickzacklinie dar, wie bei *Uroplatus*, bei dem die Achsenzellen sich in dieser regelmäßigen Weise ineinander verkeilen, sondern sie dringen vielfach unregelmäßiger gegeneinander vor, und die Achse wird dadurch weniger deutlich (Textfig. Bf).

Wie schon früher erwähnt (s. S. 390), kommen die beiden Schichten des Krallenrückens dadurch zustande, daß die Matrix sich in zwei Abteilungen gliedert, deren hintere, die proximale Matrix, die obere Krallenplatte liefert, deren vordere, die distale Matrix, die untere Krallenplatte erzeugt. Die den beiden Matrices anliegenden Hornflächen bezeichnen wir als proximale und distale Matrixfläche (*pM*, *dM* Textfig. A u. B). Sehen wir zunächst von den eigenartigen Verhältnissen bei den Geckoniden ab, so stellt die distale Matrix die unmittelbare Fortsetzung der proximalen dar. Daß sich trotzdem die von ihnen gelieferten Hornmassen auch an der Berührungsstelle beider Matrices gesondert erhalten, liegt daran, daß die Richtung der Schichtung in beiden Krallenplatten verschieden ist. Das wiederum hat seine Ursache in der verschiedenen räumlichen Orientierung der basalen Zellen beider Matrices, wie im entwicklungsgeschichtlichen Teil näher auseinandergesetzt werden soll (s. S. 455).

Die Dicke beider Schichten des Krallenrückens ist oft ziemlich gleich. In vielen Fällen aber übertrifft die obere Krallenplatte etwas die untere, was zweifellos durch die

größere Ausdehnung der proximalen Matrix bedingt ist. Daß nicht immer die obere Krallenplatte dicker ist als die untere, obwohl die proximale Matrix umfangreicher ist als die distale, könnte einmal in einer stärkeren Zellvermehrung der distalen Matrix seine Ursache haben. Dann aber ist auch das von der proximalen Matrix gelieferte Material dort, wo es mit dem Horn der distalen Matrix zusammentrifft, schon viel stärker keratinisiert als dieses. Seine Zellen sind mehr abgeflacht, was sich in einer feineren Streifung der oberen Krallenplatte äußert, und nehmen daher, wenn auch an Zahl überlegen, einen geringeren Raum ein als eine gleiche Anzahl Zellen der unteren Krallenplatte. Selten, so bei *Lygosoma* (Textfig. Bd), übertrifft die untere Krallenplatte die obere an Stärke; alsdann ist auch die distale Matrixfläche größer als die proximale (vgl. Textfig. Ra). So bieten diese Ausnahmen eine Bestätigung unserer Annahme, daß die Dicke der oberen bzw. unteren Krallenplatte wesentlich von der Ausdehnung der zugehörigen Matrix abhängt. Bei der Abschätzung der Dicke beider Krallenplatten muß natürlich die Abnutzung derselben berücksichtigt werden; die Messungen dürfen daher nicht an der Spitze gemacht werden, sondern sind am sichersten möglichst nahe der Krallenwurzel auszuführen.

In ganz vereinzelt Fällen, so vor allem deutlich bei *Scolecopus* (Textfig. Be), ist die dorsale Krallenplatte nicht in 2, sondern in 3 Schichten gesondert: zur oberen und unteren Krallenplatte gesellt sich noch eine 3. dünne akzessorische Krallenplatte, deren kleine Matrix noch vor der distalen Matrix liegt (vgl. auch Textfig. Ne). Die Schichtung des Horns der akzessorischen Krallenplatte geht ungefähr der Achse parallel. Sollte es sich auch in den wenigen von mir beobachteten Fällen um individuelle Bildungen handeln, so verlieren sie dadurch nicht ihren Wert für das Verständnis der Differenzierung des Stratum Malpighii in mehrere unmittelbar aneinander stoßende Abschnitte, die Hornmassen von verschiedener Schichtungsrichtung erzeugen.

Während bei der Mehrzahl der Formen das proximale Ende der unteren Krallenplatte sich verjüngend der oberen Krallenplatte anschmiegt (Textfig. Bb), weichen bei Geckoniden und Uroplatiden obere und untere Krallenplatte proximal auseinander. Die so entstehende Lücke stellt räumlich einen Trichter im Krallenrücken dar, den ich schon früher als Krallenröhre (Kr, Textfig. Aa u. Ba) bezeichnet habe. Die Bedeutung dieser Krallenröhre läßt sich leichter

aus Querschnittsbildern verstehen, zu deren Betrachtung wir nunmehr übergehen.

Querschnitte durch die Krallenwurzel von *Uroplatus* (Textfig. Ca) lassen 3 übereinander liegende Schichten unterscheiden,

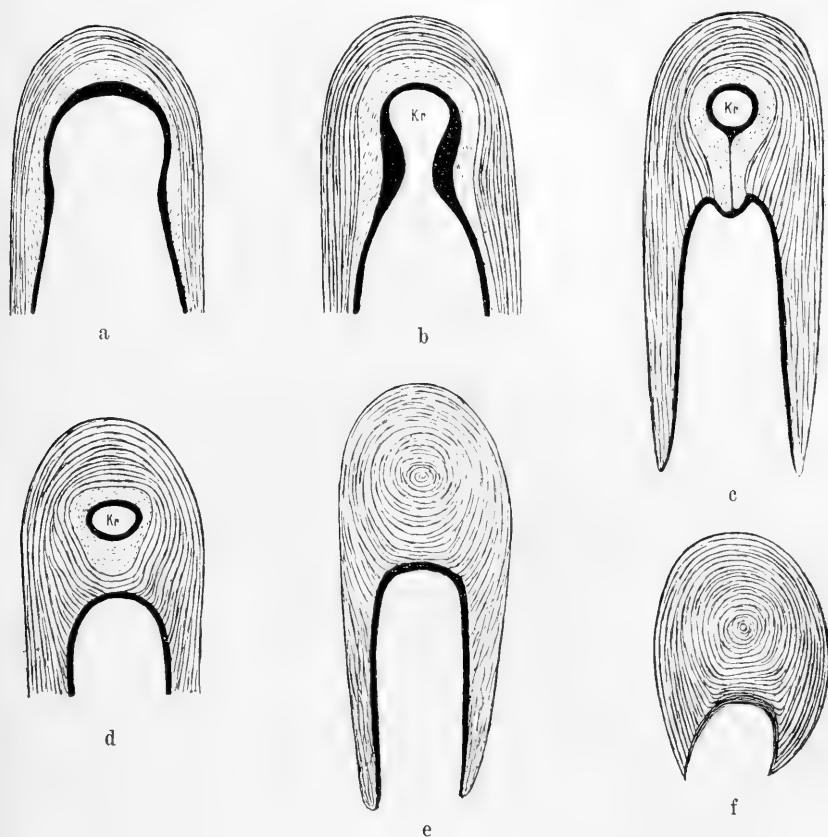


Fig. C.

Querschnitte durch die Kralle von *Uroplatus*, 66:1. a durch den proximalen Teil der Kralle. b kurz vor Beginn der Krallenröhre. c im Anfang der Krallenröhre. d im mittleren Teil der Krallenröhre. e ein wenig distal vom Ende der Krallenröhre. f nahe der Krallenspitze. Stratum Malpighii schwarz, in Bildung begriffenes Horn gestrichelt, fertiges Horn schraffiert. Kr Krallenrinne bzw. -röhre.

das Stratum Malpighii (ganz schwarz gehalten), die in Verhornung begriffenen Zellenlagen (gestrichelt) und die fertige Hornschicht (schraffiert). Das Vorhandensein der intermediären Schicht unvollkommen verhornter Zellen zeigt an, daß das Rete

Malpighii hier als Matrix fungiert. Diese mittlere Schicht ist im Bereich des Krallenrückens gut entwickelt, nach den Krallenseiten zu nimmt sie an Mächtigkeit ab und bereitet hier den Übergang zum sterilen Rete vor. Schon in dieser Gegend gliedert sich der von der Krallenplatte umschlossene Raum durch eine leichte seitliche Einschnürung in zwei Teile, die noch in breiter Verbindung miteinander stehen. Den Inhalt des oberen, etwa halbkreisförmig begrenzten Abschnitts bezeichne ich mit SIEDAMGROTZKY (1871) als Rückenwulst. Die dem Rückenwulst als Negativ entsprechende Aushöhlung der Krallenplatte heiße Krallenrinne. Die erwähnte Einschnürung, die zur Absonderung des Rückenwulstes vom übrigen Teil der Krallenhöhle führt, beruht auf einer starken Tätigkeit des Stratum Malpighii, die in der Dicke der intermediären Schicht an dieser Stelle zum Ausdruck kommt. Die Schichtung der fertigen Hornmassen auf diesem Querschnitt geht dem äußeren Umriß der Kralle parallel, zeigt keine Beziehung zum Verlauf des unter ihm gelegenen Stratum Malpighii und weist so darauf hin, daß dieses Horn nicht an Ort und Stelle gebildet wurde, sondern, einer noch mehr proximal gelegenen Stelle des Stratum Malpighii entstammend, durch Verschiebung auf die Krallenspitze zu an seinen jetzigen Ort gelangte.

Weiter nach vorn (Textfig. Cb) verkleinert sich der Krallenwulst durch die Verdickung der ihn umgebenden Hornmassen; er steht nur mehr durch einen schmalen Zugang mit der übrigen Krallenhöhle in Verbindung. Die Schicht in Verhornung begriffener Zellen ist in seinem Umkreis dick, im übrigen Teil der Kralle dagegen schwach ausgebildet.

Noch mehr distal sieht man auf dem Querschnitt (Textfig. Cc) das Stratum Malpighii beider Seiten sich bis zur Berührung nähern. Damit wird der Krallenwulst vollkommen von der übrigen Krallenhöhle gesondert, und aus der Krallenrinne ist eine Krallenröhre (Kr) geworden. Der Schluß der Krallenrinne vollzieht sich derart, daß zunächst noch das Stratum Malpighii in ziemlich breiter Fläche von beiden Seiten her sich aneinander legt und eine einheitliche Lage darstellt. Diese bildet eine kurze Strecke lang noch die Verbindung zwischen dem Stratum Malpighii der Krallenröhre und demjenigen der übrigen Kralle, verdünnt sich aber bald und schwindet dann ganz. In Textfig. Cc ist die Verbindung durch eine dünne Lamelle noch erhalten, in Textfig. Cd dagegen der Abschluß der Krallenröhre vollendet.

Auf dieser Höhe des Querschnitts ist das Stratum Malpighii der Seitenteile der Kralle schon steril geworden: unmittelbar über ihm lagert fertiges Horn. Dagegen fährt das Stratum Malpighii der Krallenröhre fort, Horn zu bilden. Dieses werdende Horn umgibt die Krallenröhre allseits in konzentrischen Schichten (Textfig. Cd) und begleitet auch die erwähnte dünne Verbindungslamelle des Stratum Malpighii (Textfig. Cc). Die Massen fertigen Horns zeigen in der Peripherie des Krallenrückens eine Schichtung parallel dem äußeren Umriß und dokumentieren damit ihren Ursprung von mehr proximal gelegenen Teilen der Matrix¹⁾, im Innern dagegen schmiegen sie sich in ihrem Verlauf dem Kontur des werdenden Horns und weiter dem der Krallenröhre an und zeigen damit ihre Herkunft vom Stratum Malpighii der Krallenröhre. Innerhalb des fertigen Horns läßt sich eine Grenze zwischen den Anteilen verschiedenen Bildungs-ortes nicht ziehen.

Wie uns aus dem Längsschnittbild (vgl. Textfig. Ba) bekannt ist, verjüngt sich die Krallenröhre zur Krallenspitze hin, und so beobachtet man denn auch an den Querschnitten eine bis zum Schwund fortschreitende Verengung. Textfig. Ce gibt einen Querschnitt etwas distal vom Schluß der Krallenröhre wieder. Der Krallenrücken besitzt hier eine konzentrische Schichtung seiner Hornmassen, deren Mittelpunkt in die Fortsetzung der Krallenröhre, in die Achse (der Längsschnittbilder), fällt. Nur die äußersten Hornlamellen verlaufen unabhängig von dieser konzentrischen Schichtung in die Krallenseiten hinein. Dieses Bild bleibt bis zur Krallenspitze hin im wesentlichen unverändert; die konzentrische Schichtung tritt immer schärfer hervor, da die äußeren Hornschichten durch Abnutzung verloren gehen (Textfig. Cf).

Vereinigt man die Befunde am Querschnitt und Längsschnitt, so ergibt sich eine Zusammensetzung des Krallenrückens aus Hornkegeln, die nach Art von Düten ineinander gesteckt sind und deren Spitzen auf der Achse liegen. Die Kegel werden durch die Tätigkeit des Stratum Malpighii, das

1) In der früheren Mitteilung über die Krallen von *Uroplatus* (W. J. SCHMIDT, 1913) ist bei der Besprechung der Textfig. Zc, p. 453 irrtümlich auf p. 454 angegeben, daß die äußeren Lagen der Kralle von der Schicht *StrM* stammten. Die Schicht *StrM* gehört zum inneren Blatt des Krallenwalles und produziert sehr wenig Horn, das sich allerdings der Krallenplatte dicht anlegt.

die Krallenröhre auskleidet, geliefert und dann nacheinander nach vorn geschoben, wobei sie verhornen.

Eine Krallenröhre in der beschriebenen Form kommt nur den Geckoniden und den nahestehenden Uroplatiden zu. Aber auch die übrigen Formen besitzen eine konzentrische Schichtung der dorsalen Krallenplatte, wie aus Querschnitten hervorgeht. Hier bleibt die Einrichtung unvollkommen, indem die Krallenrinne sich nicht zu einer Krallenröhre schließt; wie es aber trotz dieses einfacheren Zustandes zu der konzentrischen Schichtung kommt, soll am Beispiel von *Calotes* genauer ausgeführt werden.

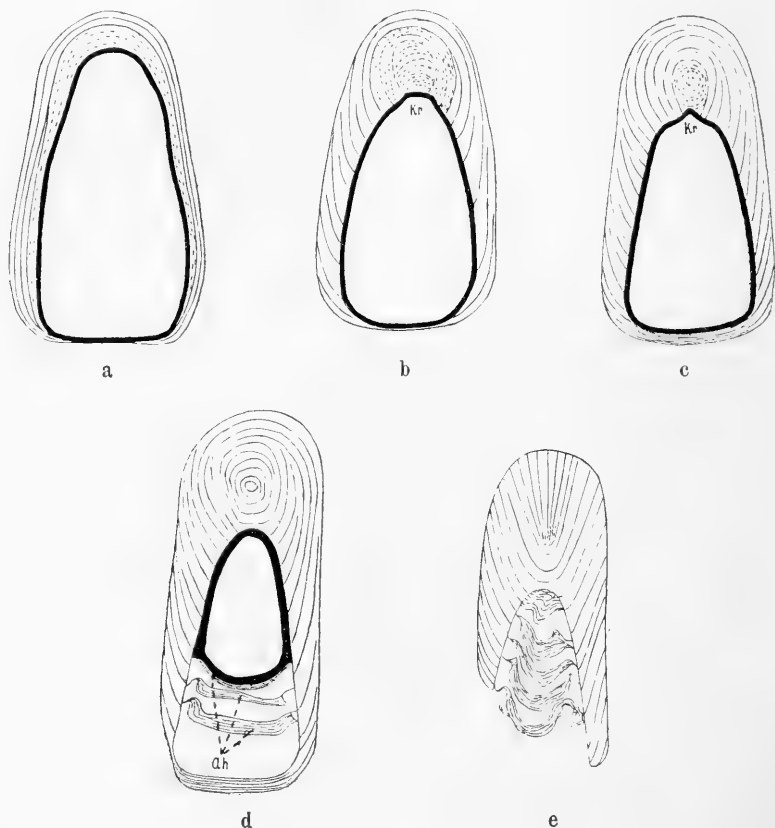


Fig. D.

Querschnitte durch die Kralle von *Calotes*, 47:1. a durch den proximalen Teil der Kralle. b im Beginn der Krallenrinne. c gegen das Ende der Krallenrinne. d in der Gegend des Ausfüllungshorns. e nahe der Spitze.

Kr Krallenrinne. Ah Ausfüllungshorn.

In der Wurzel der Kralle lassen sich ganz ähnlich wie bei *Uroplatus* Stratum Malpighii, in Verhornung begriffene Schicht und fertiges Horn unterscheiden (Textfig. Da). Eine Krallenrinne ist hier noch kaum abgesetzt. Die in Verhornung begriffenen Zellenlagen sind unter dem Krallenrücken am mächtigsten, ziehen aber auch unter den Krallenseiten allerdings in geringerer Stärke bis zur Sohle hinab. Auf mehr nach vorn gelegenen Querschnitten (Textfig. Db) ist das Rete Malpighii unter den seitlichen Krallen teilen steril geworden: unmittelbar über ihm liegt fertiges Horn. Nur unter dem Krallenrücken fährt es fort, große Massen von Horn zu liefern. Hier hat sich, allerdings längst nicht so auffällig wie bei *Uroplatus*, der Rückenwulst herausgebildet und erzeugt, gegen die Krallenplatte vorspringend, eine Krallenrinne von rundlichem Querschnitt, die median besonders tief und scharf einschneidet. Verfolgt man die Krallenrinne auf Schnitten mehr nach vorn, so stellt man fest, daß sie sich verengt und schließlich ganz verschwindet (Textfig. Dc u. d). Im Beginn der Krallenrinne (Textfig. Db) stellt das von ihr erzeugte werdende Horn einen ziemlich umfangreichen Kern dar, der außen von fertigem, mehr proximal gebildetem Horn bedeckt ist. Dieser Kern zeigt eine Schichtung aus zahlreichen kreisförmig gebogenen, aber nach unten offenen Lamellen. Weiter zur Krallenspitze hin nimmt der Umfang des Kerns von werdenden Horn ab, indem seine äußeren Schichten vollkommen verhornt sind (Textfig. Dc). Dabei haben sich aber die konkav gekrümmten Lamellen ventral zu vollständigen Kreisen geschlossen, so daß der Kern nunmehr eine konzentrische Schichtung besitzt, deren Mittelpunkt etwa im Zentrum des Krallenrückens liegt. Dieses Bild läßt sich weiterhin verfolgen mit dem einzigen Unterschied, daß nunmehr sämtliche konzentrischen Lagen aus vollkommen verhornten Zellenmassen bestehen (Textfig. Dd). Da die Kralle stark gebogen ist, die Schnitte aber alle parallel zueinander geführt und nur zum mittleren Teil der Kralle annähernd senkrecht gerichtet sind, treffen sie die Krallenspitze sehr schräg, so daß hier die konzentrische Schichtung gestört erscheint (Textfig. De).

Hält man Querschnitte und Längsschnitte (Textfig. Bb) zusammen, so erweist sich, daß auch bei *Calotes* der Krallenrücken aus Hornkegeln besteht, die nach Art von Düten ineinander stecken. Der Unterschied gegenüber *Uroplatus* besteht wesentlich darin, daß bei *Calotes* das über der Krallenrinne gebildete Horn zunächst nur unvollkommene Düten darstellt, Trichter, die an ihrer Ventral-

seite einen nach vorn sich verengenden offenen Schlitz, eben die Krallenrinne, besitzen. Indem die Kegel aber nach vorn geschoben werden, schließt sich der Schlitz auf ihrer Unterseite. Gleichzeitig wird die Spitze des Kegels, die anfangs in der Krallenrinne liegt, allmählich nach dem Innern des Krallendrucks verlagert. Diese Lageänderung der Kegelspitzen kommt auf dem Längsschnitt im Verlauf der Achse zum Ausdruck, die ja die Summe der Kegelspitzen darstellt. Die Achse (Textfig. Bb) beginnt auf der Innenseite des Krallendrucks und dringt dann — wenn man jeweils die Gesamtdicke des Krallendrucks ins Auge faßt — zunächst immer tiefer in ihn hinein, um nach dem Erreichen ihrer zentralen Stellung diese dauernd einzuhalten.

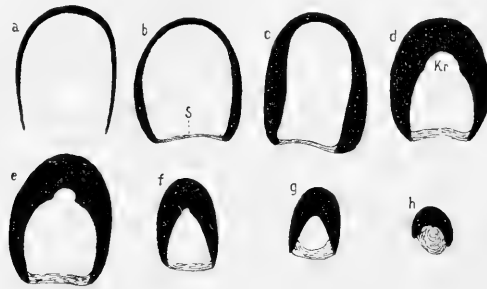


Fig. E.

Reihe von Querschnitten durch die Kralle von *Tupinambis*. 5,5:1.

Kr Krallenrinne. S Krallensohle.

Nicht bei allen Formen ist der Querschnitt der Krallenrinne gleich dem von *Calotes*; es sei z. B. auf die Querschnitte durch die Kralle von *Tupinambis* (Textfig. E) verwiesen, bei denen die tief einschneidende Krallenrinne halbkreisförmig ist. Natürlich bestimmt die Form der Krallenrinne die Art der Schichtung des Krallendrucks. Schon bei *Calotes* können die übereinander gestülpten Horngebilde des Krallendrucks nicht im Sinne der Stereometrie den Namen von Kegeln beanspruchen, sind sie ja alle entsprechend der Längskrümmung der Kralle gebogen; auch bei den übrigen Formen sind die Kegel in verschiedenartiger Weise deformiert. Das Wesentliche des beschriebenen Baues aber bleibt immer erhalten, daß nämlich der Krallendruck aus einzelnen, gleichartigen, konzentrisch sich umhüllenden Horngebilden besteht, die distal in eine Spitze auslaufen.

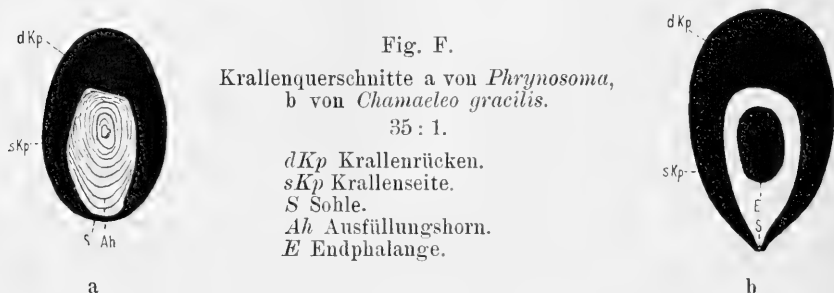
Die funktionelle Bedeutung der beschriebenen Struktur

des Krallenrückens ist eine zweifache, einmal eine widerstandsfähige Spitze zu liefern und zweitens diese Spitze dauernd scharf zu erhalten. Schon SIEDAMGROTZKY (1871, p. 40) führte für die Säugerkralle richtig aus: „Während in den unteren Seitentheilen und der ganzen Peripherie durch die einfachere Schichtung eine leichtere und schnellere Abnutzung die Folge ist, wird in den inneren Theilen, besonders um die Rückenpapille ein förmlicher Hornkegel erzeugt, der nur unten in einer schmalen Stelle offenbleibt und es bedingt, dass wenn auch die allmähliche Abnutzung von aussen nach innen vorwärts schreitet, doch eine mehr oder weniger scharfe Spitze überbleiben wird, die dem betreffenden Thiere als Waffe dient. Leicht einzusehen ist es, dass je stärker der Rückenwulst sich abschnürt, um so stärker die konzentrische Schichtung und damit die Widerstandsfähigkeit sein wird, die sich bei verschiedenen Hunderacen, noch mehr im Katzensgeschlecht, recht deutlich ausdrückt“. Der wesentliche Inhalt dieser Worte gilt auch für die Krallen der Eidechsen, so groß ist die Analogie im Bau der Krallen bei Eidechsen und Säugern. Auch BOAS (1894) betont die Bedeutung der stärker ausgebildeten Medianpartie der Kralle für die Erzielung einer scharfen Spitze.

Der jeweils äußerste Hornkegel liefert die Krallenspitze. Ist er durch Gebrauch abgenutzt, so tritt der nächstfolgende an seine Stelle. Das Abblättern der äußeren Hornmassen erfolgt immer parallel den Kegelflächen und muß daher eine Zuspitzung des Krallenendes hervorrufen. Für eine gute Erhaltung der Spitze der Kletterkrallen ist aber außerdem Bedingung, daß der Nachschub neuer Hornmassen hinreichend erfolgt und daß die Krallen nicht zum Graben verwandt werden (vgl. S. 394). —

Die Krallenseiten sind vor allem bei typischen Kletterkrallen wesentlich schwächer als der Rücken und verdünnen sich ventralwärts. Hier bilden sie den sogenannten freien Seitenrand der Kralle, der bei vielen Formen als scharfer First beiderseits die Sohle begleitet und zur Bildung der Sohlenhöhle beiträgt. Das Verhalten der Krallenseiten ist bestimmend für das Querschnittsbild der Kralle und auch für die Breite der Sohle. Verlaufen die Krallenseiten parallel (*Uroplatus*, Textfig. C) zueinander oder divergieren sie (*Calotes*, Textfig. D) gar etwas nach der Ventralseite zu, so spannt sich die Sohle als ziemlich breite Fläche zwischen ihnen aus, und der Übergang von Krallenseite und Sohle vollzieht sich fast unter rechtem Winkel (vgl. auch Textfig. E). Nähern

sich dagegen die Krallenseiten einander, so wird der Übergang zur Sohle gerundet, und eine Grenze zwischen Krallenplatte und Sohle ist kaum zu ziehen (*Phrynosoma*, Textfig. Fa). In Ausnahmefällen können sich die freien Seitenränder der Kralle in der ventralen Mittellinie zusammenlegen, so daß fast kein Raum für die Sohle übrig bleibt (*Chamaeleo*, Textfig. Fb) und die Ventralseite der Kralle einen First darstellt. So bieten die Krallen verschiedene, sehr charakteristische Querschnittsformen dar.



Die Schichtung der Hornmassen in den Seitenteilen der Kralle steht, wie die Querschnitte (Textfig. C u. D) zeigen, in direktem Übergang zu derjenigen des Krallenrückens. Sie strahlt im basalen Teil der Kralle von der Ventralseite aus zum Krallenrücken empor und läuft mehr nach vorn dem freien Seitenrand der Kralle parallel.

Zum Schluß dieses Abschnitts seien noch einige Besonderheiten im Bau der Krallenplatte erwähnt, die wohl auf Unregelmäßigkeiten des Wachstums zurückzuführen sind. Bisweilen beobachtet man über die Krallen verlaufende, ziemlich scharf ausgeprägte Querfurchen (*Lacerta*, Textfig. Bf), an denen die Dicke der Kralle sprungweise abnimmt. Die Furchen sind am tiefsten in der dorsalen Partie der Kralle und verstreichen allmählich nach den Seiten. Ihre Anwesenheit macht sich auch innerlich in einer Störung der Schichtung des Krallenrückens bemerkbar. Diese Deformation wird wohl durch Druck des Vorderrandes des Krallenwalles hervorgerufen. Ferner sieht man im Innern mancher Krallen Spalten, die obere und untere Krallenplatte durchsetzen. Sie pflegen bei den Krallen der gleichen Art immer an gleicher Stelle zu liegen. Es scheint, daß an diesen Stellen die vorgeschobenen Hornmassen sich nicht der Krümmung anpassen können und auseinanderweichen, sich nach dem Passieren dieser Stelle aber wieder aneinanderschließen (s. S. 431). Im allgemeinen bietet die Verschiebung der Krallen-

platte über dem Stratum Malpighii keine Schwierigkeiten, da die Krümmung der Kralle annähernd kreisförmig ist; bei anderer Krümmungsart würde das nicht ohne weiteres möglich sein.

b) Krallensohle und Ausfüllungshorn.

Die Krallensohle wird von dem die Ventralseite der Kralle einnehmenden Stratum Malpighii, von der Sohlenmatrix, gebildet, die in ihrer ganzen Ausdehnung fertil ist. Da das gebildete Horn distal weitergeschoben wird, nimmt die Dicke der Sohle zur Krallenspitze hin zu, sofern nicht die Abnutzung dem Zuwachs das Gleichgewicht hält. An kleineren Krallen hält es oft schwer, sich hiervon zu überzeugen; bei größeren Krallen aber tritt dieses Verhalten deutlich hervor (vgl. Textfig. Ac u. E). Während die Dicke der Krallensohle bei den Kletterkrallen gering ist, da dieser Teil wenig beansprucht wird, ist sie bei den Grabkrallen oft viel bedeutender.

Die Breite der Krallensohle wird, wie schon auseinandergesetzt, durch das Verhalten der Krallenseiten bestimmt (vgl. Textfig. C—F). Wenn auch die Krallensohle sich im allgemeinen durch lockere Beschaffenheit ihres Horns von der Krallenplatte unterscheidet, so ist es doch in manchen Fällen, vor allem bei gerundetem Übergang von Sohle und Platte (vgl. Textfig. Fa) nicht leicht, beide gegeneinander abzugrenzen. Sie sind ja nur Teile einer einheitlichen Hornkappe, die sich je nach der Beanspruchung stellenweise stärker ausbildet. Nach hinten zu wird der Sohle durch die ventral vorgebuchtete Endphalange oder den Ansatz der Beugesehne ein Halt gesetzt. Im übrigen hängt die Länge der Sohle von der Krümmung der Kralle ab: je flacher die Kralle, um so länger ihre Sohle.

Im vorderen Abschnitt der Sohle ragen die freien Seitenränder der Krallenplatte mit scharfer Kante etwas über die Außenfläche der Sohle vor und bilden so eine ventral gelegene Sohlenhöhle, deren Abschluß nach vorn vom Krallenrücken vervollständigt wird. Das Vorragen der Seitenränder der Krallenplatten kommt wohl weniger dadurch zustande, daß sie sich in geringerem Maße abnutzen als die Krallensohle, wie Boas meint, sondern dadurch, daß die Wachstumsrichtung des Horns in Sohle und Krallenseite verschieden ist, in erster nach vorn, in letzteren mehr nach unten geht und so zu einem Vorstehen der Krallenseitenränder über die Sohle führen muß.

Ausdehnung, Form und Mündung der Sohlenhöhle hängt wesentlich von der Verlaufsrichtung der Sohle zum Krallenrücken ab. Konvergieren Sohle und Krallenrücken insgesamt betrachtet mit-

einander, so daß die Sohle gleichmäßig schwach gekrümmt unter sehr spitzem Winkel in den Rücken übergeht, so ist die Sohlenhöhle flach, ihre Mündung ein Schlitz von der Breite der Kralle und ihre Öffnung weist ventral (vgl. Textfig. Q). Verläuft dagegen die Sohlenmatrix zunächst dem Krallenrücken parallel, biegt dann unvermittelt nach oben und geht so unter viel größerem Winkel in den Krallenrücken über, so gewinnt die Sohlenhöhle bedeutend an Tiefe, und ihre Öffnung rückt mehr an das Vorderende der Kralle (vgl. Textfig. G u. H).

Im letzten Falle macht sich ein Unterschied in der Beschaffenheit des Horns von parallelem und aufgebogenem Sohlenteil bemerkbar. An der eigentlichen Sohle, dem Teil, der dem Krallenrücken parallel verläuft, bildet das Horn eine einheitliche Lage, die zunächst distal an Dicke zunimmt (Textfig. G). Der aufgebogene Teil der Sohlenmatrix dagegen (*Str.A.*, Textfig. H) liefert nicht eine zusammenhängende Schicht von Horn sondern eine Anzahl dünner Hornlamellen (*L.*), die durch freie Zwischenräume voneinander getrennt sind und die Sohlenhöhle (*Sh*) ausfüllen. Diese Hornmassen verdienen ihrer Lage, Beschaffenheit und Entstehung nach den Namen von Ausfüllungshorn (vgl. S. 391). Gerade bei diesen Eidechsenkrallen wird die von GOEPPERT erkannte Ursache für die lockere Beschaffenheit des Ausfüllungshorns leicht ersichtlich. Während an allen übrigen Stellen der Kralle Bildung und Fortbewegung des Horns schräg zu seiner Matrix erfolgt, geschieht sie hier senkrecht zur Matrix, so daß das Ausfüllungshorn in bezug auf seine distale Vorwärtsbewegung hinter dem Horn der Krallenplatte und Sohle zurückbleibt. Da das Ausfüllungshorn aber mit den übrigen erwähnten Hornmassen zusammenhängt, muß es deren Bewegung folgen und wird, da sein eigenes Dickenwachstum hierzu nicht ausreicht, in eine Anzahl einzelner Lamellen zerlegt.

Die Form der Lamellen von Ausfüllungshorn wechselt bei den verschiedenen Arten etwas. Während es sich bei *Calotes* und *Draco* (vgl. Textfig. Na u. b) um mehr ebene Lamellen handelt, die den Raum der Sohlenhöhle quer durchsetzen, gleichen die Lamellen bei *Phrynosoma* (Textfig. G) ineinander gesteckten Trichtern, was auf dem Querschnitt als konzentrische Schichtung des Ausfüllungshorns (Textfig. Fa) zum Ausdruck kommt.

Sobald das Ausfüllungshorn aus der Öffnung der Sohlenhöhle vorragt, wird es durch den Gebrauch der Kralle abgenutzt.

Verfolgt man das Verhalten der Lamellen des Ausführungshorns

bei ihrer Ansatzstelle an die Krallensohle, so macht sich eine distal fortschreitende Verjüngung der Sohle (*S*, Textfig. G) bemerkbar (nachdem sie bis zum Beginn der Matrix des Ausfüllungshorns an Dicke zugenommen hat). Diese Verdünnung kommt dadurch zustande, daß jede Hornlamelle mit sich ein Stück der Sohle abhebt, die vorderen Lamellen die äußeren, die hinteren Lamellen sukzessive die inneren Teile des Sohlenhorns. Die äußerste Schicht der Sohle bleibt aber immer intakt, und so kommt es bei Formen wie *Draco* und *Calotes* (Textfig. Na, b), noch ausgesprochener bei *Agama* (Textfig. Nc) und *Phrynosoma* (Textfig. G) zur Bildung röhrenartiger, tiefer Sohlenhöhlen, deren Öffnung an der Spitze der Kralle liegt. Wie ventral von der Sohle, so lösen dorsal (und seitlich) die Lamellen des Ausfüllungshorns die mit ihnen zusammenhängenden Schichten der Krallenplatte ab. Vielleicht ist es kein Zufall, daß sich akzessorische Krallenplatten dort finden, wo das Ausfüllungshorn gut entwickelt ist, bei *Agama*, *Sceloporus* und *Phrynosoma*. Die akzessorische Krallenplatte stellt gleichsam die Fortsetzung der Trichter vom Ausfüllungshorn unter dem Krallenrücken entlang dar.

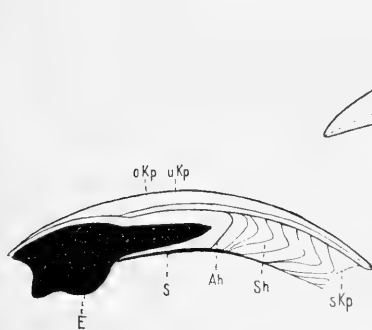


Fig. G.

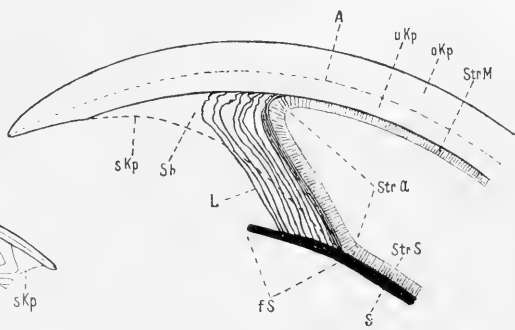


Fig. H.

Fig. G. Kralle von *Phrynosoma cornutum* im optischen Längsschnitt. 13:1. *oKp* obere Krallenplatte. *uKp* untere Krallenplatte. *sKp* freier Seitenrand. *S* Sohle. *Ah* Matrix des Ausfüllungshorns. *Sh* Sohlenhöhle. *E* Endphalange.

Fig. H. Vorderende der Kralle von *Draco* im optischen Längsschnitt. 47:1. *oKp* obere Krallenplatte. *uKp* untere Krallenplatte. *A* Achse. *sKp* freier Seitenrand. *S* Sohle. *fS* frei vorstehendes Stück der Sohle. *Sh* Sohlenhöhle. *L* Hornlamellen des Ausfüllungshorns. *StrM* steriles Rete Malpighii der Krallenplatte. *StrA* Matrix des Ausfüllungshorns. *StrS* Matrix der Sohle.

Die beiden Extreme, Krallen mit gerader Sohle und flacher Sohlenhöhle und solche mit aufgebogener Sohle und tiefer, röhrenartiger Sohlenhöhle, sind durch mancherlei Übergänge verbunden.

Je flacher die Sohlenhöhle ist, um so weniger deutlich tritt das Ausfüllungshorn hervor (vgl. Textfig. Na—d).

Bei den allermeisten Krallen hört die eigentliche Krallensohle zusammen mit dem freien Seitenrand der Krallenplatte auf; nur bei *Draco* und *Calotes* steht ein kleines Stück der Sohle ohne Zusammenhang mit den seitlichen Teilen der Krallenplatte frei vor (*fS*, Textfig. H, Na u. b).

Genauere Angaben über das Verhalten des Krallenwalles finden sich im speziellen und entwicklungsgeschichtlichen Teil. Hier sei nur darauf hingewiesen, daß bei erwachsenen Tieren der Krallenwall aus zwei oder mehreren Schuppen besteht, welche die Krallenwurzel fest umschließen.

Die Endphalange spiegelt in ihrer Form die Krallenhöhle wieder und ist bald gedrunken, bald lang, bald vorn abgestumpft, bald zugespitzt, oft mit plötzlicher durch den Ansatz der Sehnen bedingter Verdickung am basalen Ende. Sie erfüllt die Krallenhöhle nur zum Teil; deren Rest wird vom Bindegewebe eingenommen, das die Befestigung der Kralle an die Endphalange vermittelt. Über diese Einzelheiten gibt der spezielle Teil Aufschluß.

c) Histologisches.

Die Histologie der fertigen Krallen ist bei der Unmöglichkeit, dünne Schnitte herzustellen, recht schwierig zu untersuchen. Hier mögen einige Angaben Platz finden, die ich den zur Feststellung der morphologischen Verhältnisse bestimmten Schnittpräparaten und Macerationsversuchen durch Zerpupfen oder Erwärmen der Krallen in konzentrierter Schwefelsäure entnehmen konnte. Diese Mitteilungen werden später ihre Bestätigung und Ergänzung finden bei Besprechung der älteren embryonalen Stadien, in denen die Krallen in allen wesentlichen Punkten fertig sind, aber durch die geringere Härte ihrer Hornmassen viel dankbarere Untersuchungsobjekte darstellen.

Bekanntlich unterliegen die Krallen der Eidechsen nicht wie ihr Integument im allgemeinen der Häutung. Daher besitzt ihre Hornschicht kein Oberhäutchen, jene eigenartig ausgebildete einfache Lage von Zellen, die zum ersten Mal unter der embryonalen Hornschicht auftritt und später, vor jeder Häutung im Innern der Epidermis gebildet, nach Abwerfen der alten Epidermisgeneration die neue Oberfläche überzieht. Besonders leicht ist das festzustellen bei solchen Formen, die ein sehr charakteristisch geformtes Ober-

Häutchen besitzen, z. B. den Agamiden, an deren Kralle nicht einmal unter der embryonalen Hornschicht ein Oberhäutchen vorhanden ist (s. S. 447). Aus dem gleichen Grunde fehlt den Krallen eine Differenzierung der Hornschicht in Epidermisgenerationen: ihr Wachstum vollzieht sich vielmehr im allgemeinen dauernd und gleichmäßig. Höchstens aus dem schichtenweise erfolgenden Absetzen von Pigment kann der Schluß auf eine Periodizität im Wachstum gezogen werden, bei der es aber fraglich bleibt, ob sie mit den Häutungsperioden parallel geht (vgl. S. 423).



Fig. J. *Uroplatus*.

a Querschnitt durch in Verhornung begriffene Zellen senkrecht zu ihrer langen Achse; Plasmafasern quer getroffen als Punkte sichtbar. b Querschnitt durch vollkommen verhornte Zellen senkrecht zu ihrer langen Achse. 380 : 1.

Die verhornten Zellen, welche die Kralle bilden, unterscheiden sich zunächst von denjenigen des gewöhnlichen Integuments dadurch, daß sie nicht polygonale, flache Schüppchen darstellen, sondern in der Längsrichtung der Kralle ganz bedeutend gestreckt sind. In Flächenansicht haben sie etwa den Umriß sehr schlanker Rhomben; im Querschnitt, senkrecht zur langen Achse (Textfig. Jb), erweisen sie sich als abgeplattet mit wenig verjüngten Seitenrändern; parallel zur Längsachse getroffen, verdünnen sie sich nach beiden Seiten ganz allmählich (Textfig. Kb). An manchen Krallen, vor allem an solchen, die längere Zeit in Alkohol gelegen haben, lassen sich die Zellen durch Anschneiden und Zerfasern der Kralle ziemlich leicht isolieren. Die gelockerte Hornmasse zeigt dann im Gegensatz zum unverletzten, glasartig durchscheinenden Horn einen eigenartigen seidigen Glanz, der auf dem Eindringen von Luft zwischen die zarten, parallel geschichteten Hornfäserchen beruht. Vollkommene Isolation der Zellen läßt sich durch Erwärmen der Hornmasse in konzentrierter Schwefelsäure erreichen. Dabei ist es auffällig, wie fest die Zellen der oberen und unteren Krallenplatte in der Achse zusammenhängen. Manchmal gelingt es, durch Druck aufs Deckgläschen den Krallenrücken in einzelne Trichter zu zerlegen. Auf dem Querschnitt erscheinen die verhornten Zellen homogen, in der Längsansicht weisen sie eine ganz zarte Streifung auf, die

auf die Anwesenheit von Plasmafasern zurückzuführen ist. Kerne sind in den verhornten Zellen gewöhnlich nicht mehr sichtbar.

Wie ich schon früher betont habe (W. J. SCHMIDT, 1913, p. 458), sind die Zellen, welche das Horn der Krallen bilden, durch starke Entwicklung von starren, verhornten Plasmafasern ausgezeichnet, die der Längsachse der Zelle parallel verlaufen und den Zellen eine ausgesprochen faserige Struktur verleihen. Daß sie in den vollkommen verhornten Zellen nicht so deutlich hervortreten, liegt daran, daß sie mit der zunehmenden Abflachung der Zellen fest aufeinander gepreßt werden und ihre optische Isolierung schwierig wird. Um so augenfälliger treten sie in dem werdenden Horn hervor. Schon an ungefärbten Präparaten machen sich auf dem Querschnitt der in Verhornung begriffenen Zellen zahlreiche stark lichtbrechende Punkte bemerkbar, die durch die ganze Ausdehnung der Zelle gleichmäßig verteilt sind (Textfig. Ja). Verändern der Einstellung und Vergleich mit dem Längsschnittbild erweisen, daß keine Granula (etwa von Keratohyalin) vorliegen, sondern daß es sich um Fibrillen, eben um Plasmafasern, handelt. Je mehr man sich dem fertigen Horn nähert, um so dichter liegen die Fibrillen aneinander, bis sie schließlich ganz verschwinden. Sie stellen den verhornten Bestandteil der Zellen dar (vgl. S. 472 f.). —

Bemerkenswert sind die Erscheinungen an den Hornzellen in polarisiertem Licht, die insgesamt für eine positiv (auf die Längsachsen der Fasern bezogen) einachsige Doppelbrechung der Plasmafasern sprechen. In diesem Punkte schließen sich somit die Plasmafasern den kollagenen und Muskelfibrillen an.

Die Doppelbrechung der Hornzellen zeigt sich darin, daß isolierte mit der Längsachse in der Ebene des Gesichtsfeldes gelegene Zellen (von *Uroplatus*) in polarisiertem Licht (bei Diagonaleinstellung zu den Polarisationsebenen) hell bleiben. Da die Zellen gerade oder nur wenig gekrümmt sind und die Plasmafasern ihrer Längsachse und untereinander parallel verlaufen, so sind die optisch wirksamen Richtungen innerhalb der ganzen Zelle fast genau gleich, und so erscheinen dann die Zellen bei Drehung des Objekttisches um 360° viermal hell und dunkel, das letzte, wenn ihre Längsachse mit den Polarisationsebenen zusammenfällt. Bei der Abflachung der Zellen senkrecht zu ihrer Längsachse läßt sich dieses Verhalten deutlicher in Kanten- als in Flächenansicht der Zellen beobachten,

weil im ersten Fall eine dickere Schicht zur optischen Wirkung kommt. Mangels Anzeichen einer zweiachsigen Doppelbrechung, muß die Doppelbrechung als einachsig betrachtet werden, wofür auch das optisch inaktive Verhalten querdurchschnittener Zellen spricht. Genaue Querschnitte von Zellen bleiben unter jedem Azimut dunkel, woraus zu schließen ist, daß die optische Achse mit der Längsachse der Zelle zusammenfällt. Beim Einlegen eines Gypsplättchens Rot I. O. zeigen die Zellen Additionsfarben, wenn ihre Längsachse mit der Achse größter Elastizität des Gypsplättchens zusammenfällt, Subtraktionsfarben in dazu gekreuzter Stellung, woraus sich der positive Charakter der Doppelbrechung in bezug auf die Längsrichtung der Zelle ergibt.

Schon die Übereinstimmung der Fibrillenrichtung mit der Längsachse der Zellen macht es überaus wahrscheinlich, daß die Plasmafasern Träger der Doppelbrechung sind. Diese Annahme, unter der die oben beschriebenen Erscheinungen am einfachsten verständlich sind, wird zur Gewißheit bei Anwendung sehr starker Vergrößerungen (Immersion). Bei eingelegtem Gypsplättchen zeigen sich alsdann die interfibrillären Teile der Zelle unter jedem Azimut in der roten Farbe des Gypsgrundes, während dagegen die Plasmafasern unter $\pm 45^\circ$ zu den Polarisations Ebenen in Additions- bzw. Subtraktionsfarben erscheinen.

Aus diesen optischen Eigenschaften der Plasmafasern erklärt sich auch, daß manchmal Querschnitte ganzer Krallen (Krallenplatte + Sohle) ein, allerdings oft verzerrtes, dunkles Kreuz in polarisiertem Licht aufweisen, dessen Arme mit den Polarisations Ebenen übereinfallen. Beim Einlegen eines Gypsplättchens Rot I. O. erweist sich das Kreuz als „negativ“, also gleich dem dunklen Kreuz in den HAVERS'schen Systemen des Säugerknochens und anderen konzentrisch geschichteten Bildungen, deren einzelnen Lamellen mehr oder minder tangentialer Fibrillenverlauf zukommt. Bedingung für das Auftreten des Kreuzes ist natürlich, daß nicht alle Zellen genau querdurchschnitten sind (s. o.), was aber bei der Krümmung der Krallen wohl niemals eintritt. Das dunkle Kreuz ist besonders gut im Querschnitt des konzentrisch geschichteten Krallenrückens, ferner der dütenartig ineinander gesteckten Lamellen von Ausfüllungshorn bei *Phrynosoma* kenntlich.

Auch die in einfacher Schicht angeordneten schlanken Cylinderzellen des sterilen Stratum Malpighii, die geradlinig und scharf gegen die über ihnen gelegenen Hornmassen abschließen, mit dem

darunter gelegenen Bindegewebe durch basale Fortsätze der Zellen verzahnt sind, zeigen deutliche Längsfibrillierung und sind in bezug auf die Richtung der Fibrillen stark positiv doppelbrechend (*Uroplatus*, *Calotes*). Das fertile Rete Malpighii dagegen zeigt viel schwächere und wenig bestimmt orientierte Doppelbrechung. Bei dem in bezug auf einen ganzen Querschnitt der Epidermis verschiedenen Verlauf der Plasmafasern in den basalen Zellen und in der Hornschicht erklärt sich, daß, im ganzen betrachtet, basale Zellenlage und Hornschicht gerade entgegengesetzten optischen Charakter zeigen, was schon v. EBNER (1882, p. 191 f.) betont und auf die verschiedenen Spannungen der Schichten zurückgeführt hatte. Diese kommen ja in der Anordnung der Plasmafasern zu unmittelbarem Ausdruck. —



Fig. K. *Calotes*.

a Querschnitt durch die Basalmatrix mit 3 Melanophoren, in den Epidermiszellen Melanin. b verhornte Zelle längs, im Innern Melanin. 380:1.

Zahlreiche Krallen sind durch Melanin, das in den verhornten Zellen liegt, bräunlich bis schwärzlich pigmentiert. Auf Längsschnitten durch die Krallen erscheint das Pigment in Form von zahlreichen kurzen Strichlein angeordnet, deren Richtung mit dem großen Durchmesser der Zellen zusammenfällt. Schon hieraus ergibt sich die intracelluläre Lage des Melanins. Denn befände sich das Pigment zwischen den Zellen, so wäre wenigstens stellenweise seine Anordnung in längere Streifen zu erwarten. Vereinzelt liegende, längs getroffene Zellen (Textfig. Kb) geben schon Gewißheit über die intracelluläre Lage des Melanins, noch viel überzeugender aber sind die Querschnittsbilder (Textfig. Ka). In den abgeplatteten Zellen, die auf die basalen Cylinderzellen des Stratum Malpighii folgen, bilden die Melaninkörnchen eine ungefähr elliptische Ansammlung um den Kern herum. Diese Lagebeziehung der Melaninkörnchen zum Kern könnte als Hinweis auf eine autochthone Entstehung des Melanins in den Epidermiszellen gedeutet werden; eine solche Auffassung ist aber nicht zulässig (s. u.). Da die Verhornung der Zellen von der Zellperipherie nach innen fortschreitet und mit ihr eine Abflachung

der Zellen einhergeht, wird der dem Pigment zur Verfügung stehende Raum immer mehr verkleinert, so daß es schließlich, in ganz dünner Schicht ausgebreitet, auf dem Querschnitt strichförmig erscheint.

Das Pigment entstammt Melanophoren, die in der Gegend der Basalmatrix gelegen sind, sich entweder in der Subepidermis befinden und nur ihre Ausläufer in die Interzellularen der Epidermis entsenden oder auch mit ihrem Zellkörper zwischen die basalen Cylinderzellen eingebettet sind (Textfig. Ka). Von den Ausläufern her dringt Melanin in die Epithelzellen ein, und zwar scheint diese Imprägnierung weniger die basalen Zellen als die unmittelbar darauf folgenden Zellenlagen zu betreffen. Durch die Anhäufung des Pigments in den Epidermiszellen werden die Plasmafasern stark verdeckt, so daß sie bei pigmentierten Krallen schwer zu untersuchen sind.

Je nach der Lage der Melanophoren kann das Pigment nur in der oberen oder nur in der unteren Krallenplatte auftreten. Liegen die Melanophoren nur unter (bzw. in) der proximalen Matrix, so erscheint das Pigment einzig in der oberen Krallenplatte (*Lygosoma smaragdinum*), befinden sie sich nur unter (bzw. in) der distalen Matrix, so wird nur die untere Krallenplatte pigmentiert (*Agama sanguinolenta*). Pigmentierung beider Krallenplatten setzt Melanophoren im Bereich der gesamten Basalmatrix voraus (*Draco*, *Calotes*). Unpigmentierte Krallen weisen keine Melanophoren in der Matrixgegend auf (*Uroplatus*, *Geckolepis*). Gerade aus dieser Beziehung zwischen Verteilung von Melanophoren und Pigment in der Kralle geht mit Sicherheit hervor, daß die Melanophoren und nur sie das Melanin der Kralle liefern. —

In dem nunmehr folgenden speziellen Teil soll das, was im allgemeinen Teil nur an vereinzeltten Formen erläutert wurde, auf eine breitere Basis gestellt werden. Dabei bietet sich die Gelegenheit, über mancherlei Einzelheiten zu berichten, die im allgemeinen Teil den Gang der Darstellung allzu sehr unterbrochen hätten.

2. Ausbildung der Krallen bei verschiedenen Familien der Saurier.

Systematisches Verzeichnis der 28 Formen, deren Krallen untersucht wurden.

Geckonidae

1. *Gecko verticillatus* LAUR.
2. *Geckolepis polyilepis* BTGR.

3. *Tarentola mauritanica* L.

4. *Phelsuma lineatum* GRAY

Uroplatidae

1. *Uroplatus fimbriatus* SCHN.

Agamidae

1. *Draco volans* L.

2. *Calotes jubatus* D. et B.

3. *Agama sanguinolenta* PALL.

4. *Uromastix acanthinurus* BELL

Iguanidae

1. *Anolis cristatellus* D. et B.

2. *Sceleporus torquatus* WIEGM.

3. *Phrynosoma cornutum* HARL.

Anguidae

1. *Gerrhonotus liocephalus* WIEGM.

Tejidae

1. *Tupinambis teguixin* L.

Lacertidae

1. *Tachydromus septentrionalis* GTHR.

2. *Lacerta agilis* L.

3. *Acanthodactylus lineomaculatus* D. et B.

4. *Eremias arguta* PALL.

Gerrhosauridae

1. *Gerrhosaurus nigrolineatus* HALLOW.

Scincidae

1. *Mabuia quinquetaeniata* LICHT.

2. *Lygosoma smaragdinum* LESS.

3. *Chalcides ocellatus* FORSK.

4. *Chalcides tridactylus* LAUR.

5. *Trachysaurus rugosus* GRAY

Chamaeleontidae

1. *Chamaeleo gracilis* HALLOW.

2. *Chamaeleo pardalis*. CUV.

3. *Chamaeleo* sp.

4. *Brookesia stumpffi* BTTGR.

a) Geckoniden und Uroplatiden.

Geckoniden und Uroplatiden bespreche ich zusammen, weil die Krallen der beiden nahestehenden Familien sehr große Ähnlichkeit, man kann sogar sagen Übereinstimmung, zeigen. Sieht man von den verkümmerten Krallen bei *Phelsuma lineatum* ab, so handelt es sich bei allen untersuchten Formen um ausgeprägte Kletterkrallen von hoher Vollkommenheit und einer Einheitlichkeit der Ausbildung, die bei keiner anderen Eidechsenfamilie wiederkehrt. Diese Geschlossenheit des Bautypus findet einmal ihre Erklärung

in der isolierten Stellung der Geckoniden und Uroplatiden im System, dann aber auch in der übereinstimmenden Bewegungsweise dieser Formen, die bekanntermaßen ausgezeichnete Kletterer sind. Wenn auch die Kletterkünste der Geckonen, insbesondere das Laufen und Haften an überhängenden Flächen, größtenteils auf Rechnung der Haftlappen zu setzen sind, so leisten sie doch, in Tätigkeit gesetzt, sicherlich nicht weniger als die Krallen bei anderen kletternden Sauriern. Nach H. R. SCHMIDT (1904) schlägt *Tarentola mauritanica* bei längerem Verweilen an einer Stelle stets die Krallen in die Unterlage ein unter gleichzeitigem Andrücken der Haftlappen. Die Fähigkeit mancher Geckonen, die Krallen zurückzuhebeln, dient nach genanntem Autor dem Scharferhalten der Krallen und erleichtert das Ablösen der Haftlappen bei schnellerer Bewegung (gegen HAASE, 1900).

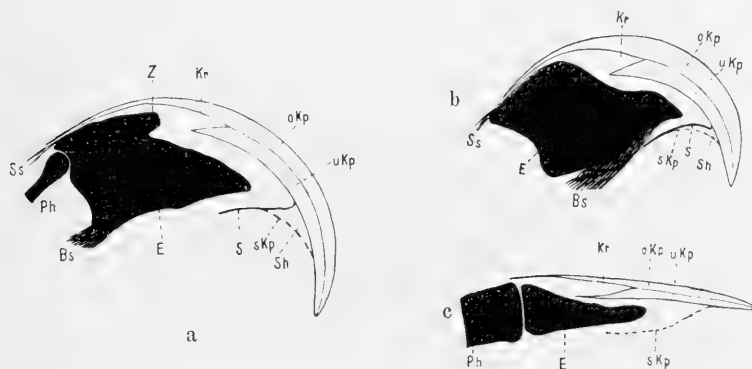


Fig. 1.

Optische Längsschnitte durch Krallen von Geckoniden und Uroplatiden
 a von *Tarentola mauritanica*, 18:1. b von *Uroplatus fimbriatus*, 14:1. c von
Phelsuma lineatum, 72:1.

oKp obere Krallenplatte. uKp untere Krallenplatte. Kr Krallenröhre. S Krallensohle. sKp freier Seitenrand. Sh Sohlenhöhle. E Endphalange. Ph vorletzte Phalange. Ss Strecksehne. Bs Beugsehne. Z Fortsatz der Endphalange in die Krallenröhre hinein.

Charakteristisch für die Krallen der untersuchten Geckoniden und von *Uroplatus* ist die Vereinigung folgender Merkmale: ungewöhnlich starke seitliche Abflachung, bedeutende Höhe der Kralle an der Basis, die nach der Spitze zu schnell abnimmt, sehr starke, annähernd kreisförmige Längskrümmung der Krallenplatte, die in nadelscharfer Spitze endigt, gute Absetzung von oberer und unterer Krallenplatte und vor allem das Vorhandensein einer tiefen, spitz-

kegelförmigen Krallenröhre (*Kr*, Textfig. Aa u. La—c). Eine Krallenröhre in dieser Ausdehnung kommt keiner anderen Eidechsenfamilie mehr zu.

Der stark gekrümmte Krallenrücken zeigt überall eine deutliche Sonderung in zwei Schichten (Textfig. L, *oKp uKp*), die vor allem bei *Uroplatus* fast in glatter Linie erfolgt. Der Anteil beider Krallenplatten am Krallenrücken ist bei *Tarentola* und *Gecko verticillatus* ziemlich gleich, bei *Geckolepis* und *Uroplatus* etwas größer für die obere Krallenplatte. Während bei *Uroplatus* allein die der unteren Krallenplatte angehörigen Achsenzellen zur Achse hin eine Erweiterung ihrer Zellkörper zeigen (vgl. Textfig. Bc), verhalten sich bei den übrigen Formen die beiderseitigen Grenzzellen ziemlich gleich. Am wenigsten glatt ist die Achse bei *Tarentola*, weil hier die Achsenzellen von beiden Seiten her sich stärker ineinander verkeilen. Bei der Abflachung der Krallen und der glasartigen Durchsichtigkeit des Krallenrückens bieten die hier besprochenen Formen ausgezeichnete Objekte für die Untersuchung des feineren Baues der Kralle dar, um so mehr als die Krallen von *Uroplatus*, *Gecko verticillatus* und *Geckolepis* vollkommen pigmentfrei sind, die von *Tarentola* höchstens Spuren von Pigment enthalten.

Die lange Krallenspitze ist normalerweise bei den geschilderten Formen nadelscharf. Der Grund hierfür ist im konzentrischen Bau des Krallenrückens zu suchen, in dessen Achse die Schichtung von oberer und unterer Krallenplatte unter sehr spitzem Winkel zusammenstößt und der so bei Abnutzung immer wieder eine neue Spitze hervortreten läßt (s. S. 405). Nur bei einem sehr großen und zweifellos alten Exemplar von *Uroplatus* fand ich stark abgenutzte stumpfe Krallen. Da hier die Länge der Krallen verkürzt war, handelt es sich um ein Stumpfwerden der Krallenspitze infolge mangelnden Nachschubs von Hornsubstanz oder infolge von Graben.

Die Krallenseiten (*sKp*, Textfig. L) ragen hinter der Spitze eine kurze Strecke weit mit scharfen freien Rändern vor und umschließen eine kleine, ventral geöffnete Sohlenhöhle (*Sh*), deren Mündung einen schmalen Schlitz darstellt.

Infolge der seitlichen Abflachung der Kralle ist die Krallensohle (*S*, Textfig. L) sehr schmal und bei der starken Längskrümmung der Krallenplatte auch sehr kurz. Da sie mit dem Krallenrücken einen spitzen Winkel bildet, kommt es nicht zur Bildung von typischem Ausfüllungshorn.

Wie die Kralle, so ist auch die Endphalange seitlich zusammen-

gedrückt. Bei *Uroplatus* weicht der Knochen dort, wo der Unterrand der Krallenröhre gegen ihn zielt, zurück (Textfig. L b), bei den übrigen Formen, vor allem bei *Tarentola*, kommt es außerdem zur Entwicklung eines kegelförmigen Knochenzapfens, der auf die Krallenröhre hinzieht (Z, Textfig. La) und mit zur Befestigung der Kralle an der Phalange dient.

Der Krallenwall besteht bei Geckoniden und Uroplatiden aus einer Anzahl kleiner Schüppchen.

Sehr bemerkenswert ist das Verhalten von letzter und vorletzter Phalange zueinander bei *Tarentola*, *Gecko verticillatus* und *Geckolepis*. Die vorletzte Phalange (*Ph*, Textfigur La) stellt im Vergleich zur Endphalange (*E*) ein außerordentlich schwächtiges Knöchelchen dar, das mit einem überhalbkugligen Gelenkkopf versehen ist. Dieser ist viel zu klein, als daß er mit der ganzen Hinterfläche der Endphalange articulieren könnte; er ist in eine kleine entsprechend geformte Gelenkgrube der Endphalange nahe ihrer dorsalen Fläche eingelassen.

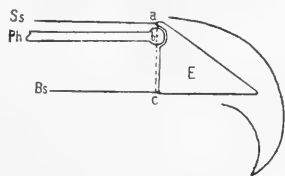
Fig. M.

Schema der Articulation der Endphalange *E* mit der vorletzten Phalange *Ph* bei Geckoniden.

b der Drehpunkt der Endphalange.

ab der Hebelarm der Strecksehne *Ss*.

bc der Hebelarm der Beugesehne *Bs*.



Durch diese Einrichtung wird erreicht, daß die Endphalange in der Aktionsstellung der Kralle mit großer Kraft erhalten werden kann. Textfig. M gibt die Verhältnisse im Anschluß an *Tarentola* schematisch wieder. An die Endphalange *E*, die mit der vorletzten Phalange *Ph* in der geschilderten Weise gelenkig verbunden ist, setzen zwei Sehnen an, dorsal die dünne Strecksehne *Ss*, ventral die viel kräftigere Beugesehne *Bs* (in betreff dieser Sehnen vgl. man die Textfigg. La u. b). Vermittels der Strecksehne wird die Kralle durch Drehung um *b* aufgerichtet, in Ruhestellung gehalten; die Tätigkeit des Beugers schlägt die Kralle ventral vor. Die Zeichnung gibt den letzten Zustand wieder und läßt erkennen, daß in dieser Stellung der Strecker an dem kleinen Hebelarm *ab*, der Beuger dagegen an dem etwa 5mal so großen Hebelarm *bc* angreift. So kann beim Einschlagen der Kralle eine ganz bedeutende Kraft entfaltet werden. Läge der Gelenkkopf in der Mitte der Hinterfläche der Endphalange, so würde die Leistung von Beuger und Strecker einzig von der zugehörigen Muskulatur abhängen, da beide an gleichgroßen Hebelarmen zur Wirkung kämen. Ferner ermöglicht

die Lage des Gelenks zwischen letzter und vorletzter Phalange eine ausgiebigere Beugung ventralwärts, als bei einem gewöhnlichen Gelenk möglich ist. Da die vorletzte Phalange (wie die ganzen Finger) bei der Tätigkeit der Kralle wesentlich auf Zug beansprucht wird, konnte sie auf einen so geringen Querschnitt reduziert werden; einer Beanspruchung auf Druck ist ein so dünner Knochen nur in geringem Maß gewachsen. Nur die vorletzte Phalange ist bei *Tarentola* und *Geckolepis* so auffallend dünn, die übrigen sind beträchtlich dicker. — Bei *Uroplatus* fehlt die Verdünnung der vorletzten (auf der Unterseite zur Aufnahme der Beugesehne rinnenartig ausgehöhlten) Phalange und die Verkleinerung der Gelenkfläche zwischen ihr und Endphalange. Da aber die Beugesehne (*Bs*, Textfig. Lb) nicht am Hinterrand der Endphalange, sondern auf ihrer Ventralseite ansetzt, wird in der Aktionsstellung der Kralle ein ähnliches Verhältnis der Hebelarme erreicht wie in dem vorher beschriebenen Falle. Tiefer in diese Verhältnisse einzudringen würde zu weit vom Thema dieser Arbeit, welche die Krallen als Integumentalorgane behandelt, abführen; dazu wäre eine Untersuchung sämtlicher Gelenke, ihrer Bänder und der zugehörigen Muskulatur nötig.

Im Genus *Phelsuma* treten gelegentlich an den normalerweise krallenlosen Zehen, und zwar an denen der Hinterextremität, Krallen auf (W. J. SCHMIDT, 1912, p. 174). Ich untersuchte sie genauer bei *Phelsuma lineatum*. Die für die Geckoniden typische starke Krümmung der Kralle und die beträchtliche Höhe der Krallenbasis ist verloren gegangen. Dagegen hat sich die Krallenröhre in Form eines schlanken spitzen Kegels erhalten (*Kr*, Textfig. Lc). Der Krallenrücken ist dementsprechend deutlich in zwei Lagen geschieden, deren Elemente in sehr spitzem Winkel in der Achse zusammenstoßen. Auch die Endphalange ist durch die Reduktion umgeformt worden: sie zeigt nicht die den Geckoniden eigene gedrungene Form, sondern ist entsprechend der geringen Längskrümmung der Kralle lang und schlank. Sie artikuliert mit ganzer Fläche mit der vorletzten Phalange, die normale Stärke besitzt. —

Eine reziproke Beziehung zwischen Ausbildung der Krallen und Haftlappen konnte ich bei den von mir untersuchten Formen nicht feststellen (vgl. H. R. SCHMIDT, 1904).

b) Agamiden.

Die Krallen der Agamiden zeigen, insgesamt betrachtet, trotz gewisser gemeinsamer Züge wie des gut entwickelten Ausfüllungs-

horns nicht die geschlossene Einheitlichkeit des Baues, die wir bei den Geckoniden kennen lernten. In den Unterschieden des Baues spiegeln sich die verschiedenen Lebensgewohnheiten wieder, welche die bekannte Einteilung dieser Familie in Baum- und Erdagame veranlassen.

Die Krallen von *Calotes* und *Draco* (Textfig. Na u. b), ausgesprochenen Baamtieren und ausgezeichneten Kletterern, stimmen abgesehen von der Größe ziemlich überein, so daß sie gemeinsam besprochen werden können. Da bei beiden Arten obere und untere

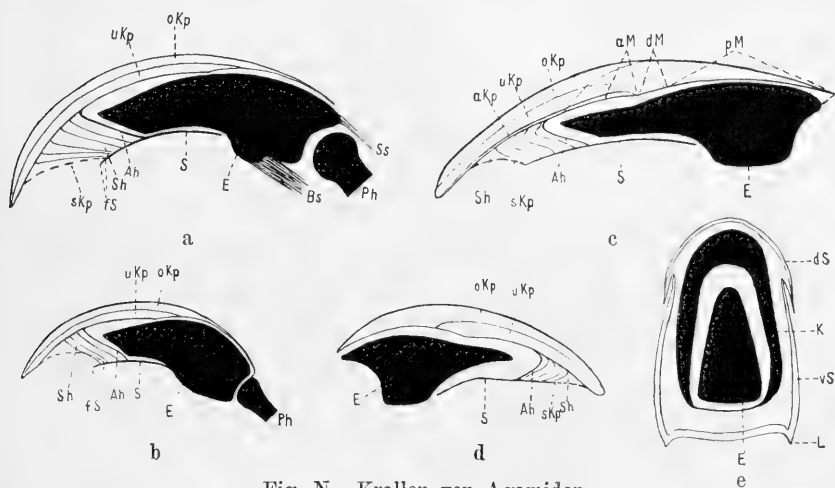


Fig. N. Krallen von Agamiden.

Optischer Längsschnitt a von *Calotes jubatus*, 9:1; b von *Draco volans*, 21:1; c von *Agama sanguinolenta*, 13:1; d von *Uromastix acanthimurus*, 13:1; e Querschnitt durch Kralle und Krallenwall von *Calotes jubatus*, 26:1.

Ah Ausfüllungshorn. fS frei vorstehendes Stück der Krallensohle. dS dorsale Schuppe des Krallenwalles. vS ventrale Schuppe des Krallenwalles. L Leisten der letzten. K Kralle. αKp akzessorische Krallenplatte. αM ihre Matrix.

Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. L.

Krallenplatte stark pigmentiert ist, eignen sich zur Untersuchung der feineren Bauverhältnisse die kleineren und daher mehr durchscheinenden Krallen von *Draco* besser. Stark gebogen und mit nadelscharfer Spitze versehen, bieten sich die Krallen von *Calotes* und *Draco* als Kletterkrallen dar. An den gerundeten Krallenrücken schließen sich die Krallenseiten als ebene Flächen an, die ventralwärts etwas divergieren, um dann unter rechtem Winkel in die ebene oder leicht ausgehöhlte Sohle überzugehen (vgl. Querschnitt Textfig. D). Die Sohle (S, Textfig. Na u. b) ist lang und verläuft dem Krallenrücken parallel. Mit dem letzten und den freien

seitlichen Rändern der Krallenplatte (*sKp*) umschließt sie eine geräumige Sohlenhöhle, deren Boden von der Matrix des Ausfüllungshorns (*Ah*) gebildet ist und die von zahlreichen dünnen Lamellen von Ausfüllungshorn eingenommen wird. Die Krallensohle ragt in der für diese Formen charakteristischen Art ein Stückchen weit über den unteren Rand der Sohlenöffnung nach vorn frei vor (*fS*, Textfig. Na u. b, vgl. auch Textfig. H u. Fig. 6, Taf. 23). Der Anteil der oberen Krallenplatte an der Bildung des Krallenrückens ist etwas größer als der der unteren; beide Platten stoßen mit ihren Elementen unter sehr spitzem Winkel in der Achse aufeinander. In betreff der in ihrem ganzen Verlauf offenen Krallenrinne und der Bildung der gut entwickelten konzentrischen Schichtung des Krallenrückens sei auf den allgemeinen Teil verwiesen (s. S. 402f.).

Der Krallenwall besteht aus einer dorsalen und einer ventralen Schuppe (vgl. Fig. 5, Taf. 23), welche die Krallenbasis umfassen (Textfig. Ne). Die ventrale Schuppe (*vS*) stellt funktionell eine Fortsetzung der Krallensohle dar. Ihre ebene Unterfläche geht rechtwinklig in die Seiten der Zehe über. An der Umbiegungsstelle sind kräftige Hornleisten (*L*) entwickelt, die ähnlich wie die freien Seitenränder der Kralle beim Umfassen kleinerer Zweige gute Dienste leisten mögen.

Die Endphalange (*E*, Textfig. Na u. b) ist schlank, wie die Kralle seitlich zusammengedrückt, am Vorderrande entsprechend dem Boden der Sohlenhöhle abgeschrägt. Ihr proximaler Abschnitt erweitert sich nach dem Aufhören der Sohle plötzlich und dient zum Ansatz der Beugesehne (*Bs*). Diese Erweiterung, die besonders bei *Calotes* durch Ausbildung eines halbkugligen Fortsatzes am Knochen auffällig ist, hat wohl auch den Zweck, den Hebelarm der Beugesehne zu vergrößern (vgl. Geckoniden).

Am nächsten an *Calotes* und *Draco* schließt sich von den mir vorliegenden Formen *Agama sanguinolenta*, eine Steppenform, an (Textfig. Ne). Geringere Längskrümmung und seitliche Kompression der Kralle, längere mit dem Krallenrücken nach vorn konvergierende Sohle, im Zusammenhang damit eine zwar tiefe, aber in dorso-ventraler Richtung weniger geräumige und mehr nach vorn sich öffnende, von trichterförmigen Lamellen des Ausfüllungshorns erfüllte Sohlenhöhle sind die Hauptunterschiede gegenüber dem erst beschriebenen Typus. Der Krallenrücken läßt eine obere und untere, im Beginn ihres gemeinsamen Verlaufes nicht sicher zu trennende

Lage erkennen, von denen die untere stark pigmentiert ist. Die Schichtung der oberen Krallenplatte verläuft in sehr spitzem Winkel zur Achse, fast ihr parallel, die der unteren in viel größerem Winkel zur Achse; so sind die Bedingungen zur Bildung einer scharfen Spitze nicht besonders günstig.

Das Pigment in der unteren Krallenplatte zeigt eine Anordnung derart, daß stärker und schwächer pigmentierte Zonen miteinander abwechseln. Das könnte auf eine periodische Tätigkeit der Melanophoren (Ballung des Pigments während einer gewissen Zeit, Expansion und damit Abgabe an die Epidermiszellen während eines darauf folgenden Zeitabschnittes) zurückgeführt werden; alsdann würden die stärker pigmentierten Zonen einer stärkeren Tätigkeit der Melanophoren entsprechen. Wahrscheinlicher aber ist, daß diese unregelmäßige Verteilung des Pigments in der Hornmasse eine Folge wechselnder Produktivität des Stratum Malpighii ist, die vielleicht zeitlich mit der Bildung von Epidermisgenerationen im übrigen Integument zusammenfällt. Bei dieser letzten Annahme entsprechen die schwächer pigmentierten Zonen Zeiten stärkerer Hornbildung, in denen auf die einzelne Epidermiszelle nur weniger Pigment entfallen konnte.

Bemerkenswert ist, daß bei *Agama sanguinolenta* außer der oberen und unteren Krallenplatte noch eine dritte, dünne akzessorische Krallenplatte (*aKp*, Textfig. Ne) unterscheidbar ist, die kein Pigment enthält. Die obere Krallenplatte wird von der unter der Strecke *pM* gelegene Matrix geliefert, die untere von der melanophorenhaltigen Matrix unter *dM*, die akzessorische Krallenplatte von der Matrix im Bereich *aM*.

Die Form der Endphalange und der Krallenwall ist ähnlich den Verhältnissen bei *Calotes* und *Draco*.

Bei *Uromastix acanthinurus* (Textfig. Nd) machen sich noch entschiedener die gleichen Umformungstendenzen bemerkbar wie bei *Agama*. Insbesondere ist die Sohle noch länger, nicht mehr breit und rechtwinklig in die Krallenseiten übergehend, sondern durch deren Konvergenz schmal. Da die Sohle einen spitzen Winkel mit dem Krallenrücken bildet, was auch in der Form der zugespitzten Endphalange zum Ausdruck kommt, nimmt die Sohlenhöhle, die durch einen sehr schmalen Schlitz mit der Außenwelt in Verbindung steht, an Geräumigkeit ab. Die Krallenspitze ist kurz und nicht besonders scharf. Obere und untere Krallenplatte verhalten sich in bezug auf Pigmentierung und Schichtung wie bei *Agama*. *Uro-*

mastix wurde auch von BOAS (1894) untersucht; indessen fehlen genauere Angaben bei diesem Autor.

Überschauen wir nochmals die Ergebnisse bei den Agamiden, so sehen wir auf der einen Seite, bei *Calotes* und *Draco*, gut entwickelte Kletterkrallen, auf der anderen, bei *Agama* und *Uromastix*, Formen, die sich den Grabkrallen nähern; besonders schön ist die allmähliche Reduktion der Sohlenhöhle und des Ausfüllungshorns zu verfolgen.

c) Iguaniden.

Iguana wurde von BOAS (1894) untersucht; wir haben seine Angaben im allgemeinen Teil verwertet. Von den mir vorliegenden Formen stellen *Anolis* und *Phrynosoma* solche Gegensätze dar, daß man nach der Kenntnis der Krallen allein niemals auf eine Zugehörigkeit beider Formen zur gleichen Familie schließen würde. *Sceleporus* nimmt eine Mittelstellung ein.

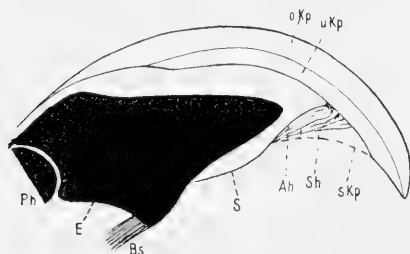


Fig. O.

Optischer Längsschnitt durch die Kralle von *Anolis cristatellus*.

45:1.

Bezeichnung wie in Fig. L.

Die Krallen des baumbewohnenden *Anolis cristatellus* (Textfig. O) ähneln abgesehen vom Fehlen der Krallenröhre sehr denen der Geckoniden; wie diese sind sie stark gekrümmt, mit langer, scharfer Spitze versehen, seitlich abgeflacht, an der Basis hoch und verjüngen sich distal schnell. Im Krallenrücken sind obere und untere Krallenplatte deutlich in glatter Achse voneinander abgesetzt. Die obere Krallenplatte ist etwas dicker als die untere, mit sehr kurzer Matrix versehene. Beide sind leicht pigmentiert und zwar die untere etwas stärker als die obere. Die Schichtung beider Krallenplatten bildet mit der Achse einen spitzen Winkel. Die Krallensohle ist länger als bei den Geckoniden, die Sohlenhöhle klein und von zahlreichen Lamellen des Ausfüllungshorns ausgefüllt. Auch in der Form der Endphalange und ihrer Verbindung mit der vorletzten Phalange erinnern die Krallen von *Anolis* an diejenige der Geckoniden.

Sceleporus torquatus besitzt weniger stark gekrümmte Krallen mit längerer Sohle und kleinerer Sohlenhöhle, die dicht von Lamellen

des Ausfüllungshorns erfüllt ist, zeigt aber noch wesentliche Übereinstimmung mit *Anolis*. Eine genaue Besprechung verdient der Krallenrücken. Er läßt zunächst im optischen Längsschnitt obere und untere Krallenplatte unterscheiden, die gut voneinander abgesetzt wird. Die obere Krallenplatte ist fein und gleichmäßig in spitzem Winkel zur Achsenlinie geschichtet; sie ist etwa 3mal so dick wie die untere. Diese ist lockerer gebaut, und ihre Schichtung geht weniger schräg zur Achse. Unter ihr folgt ähnlich wie bei *Agama* (s. S. 423) eine akzessorische Krallenplatte aus sehr fester, stark lichtbrechender Hornmasse. Sie ist etwas weniger als halb so dick wie die untere Krallenplatte, und ihre Schichtung verläuft sehr schräg zur Achse (vgl. Textfig. Be).

Die Kralle von *Phrynosoma cornutum* (vgl. Textfig. G u. Fa), die schon im allgemeinen Teil mehrfach als Beispiel herangezogen wurde, ist eine typische, meißel- oder röhrenförmige Grabkralle. Schwach gekrümmt mit langer Sohle, die der dorsalen Krallenplatte parallel verläuft, von rundlichem, in der ganzen Ausdehnung der Kralle wesentlich gleichbleibendem Querschnitt weicht sie bedeutend von dem oben beschriebenen Typus ab. Sehr charakteristisch ist für diese Kralle die tiefe zylindrische Sohlenhöhle, die, von zahlreichen Düten von Ausfüllungshorn erfüllt, mit einer endständigen, rundlichen Sohlenöffnung mündet. Der Krallenrücken besteht aus einer dickeren, fein gestreiften oberen Krallenplatte und einer dünneren, gröber gebauten unteren Krallenplatte. Obere und untere Krallenplatte sind nicht sehr scharf abgesetzt. Auch hier scheint mir eine Andeutung einer akzessorischen Krallenplatte vorhanden zu sein. Die Krallenspitze ist kurz und ragt bei älteren Tieren kaum dorsal über die Sohlenöffnung vor. Die Endphalange ist, soweit sie von der Kralle umhüllt wird, sehr schlank.

d) Anguiden.

Von Anguiden konnte ich nur *Gerrhonotus liocephalus* untersuchen, dessen Krallen keine Besonderheiten darbieten. Seitlich zusammengedrückt, stark gekrümmt, mit scharfer Spitze versehen, stellen sie Kletterkrallen dar. Obere und untere Krallenplatte sind deutlich voneinander abgesetzt, pigmentfrei. Die Sohlenhöhle ist flach.

e) Tejiden.

Die großen Krallen der erdwohnenden *Tupinambis teguixin* (vgl. Textfig. Ac) sind wenig gekrümmt, dorsal gerundet, ventral mit

langer flacher Sohle versehen, die unter sehr spitzem Winkel in den Krallenrücken übergeht und keine Gelegenheit zur Bildung einer Sohlenhöhle oder von Ausfüllungshorn bietet. Wie Querschnitte zeigen (vgl. Textfig. E), ist die Kralle seitlich nur wenig zusammengedrückt und besitzt eine ausgeprägte, halbkreisförmige Krallenrinne. Der Krallenrücken erscheint deutlich in eine obere und untere Schicht gesondert. Beide sind stark gelblich gefärbt, was aber anscheinend nicht auf Pigmentation zurückzuführen, sondern Eigenfarbe des Horns ist. Die Krallenspitze ragt wenig vor und ist stumpf. Die Abnutzung der Spitze betrifft vor allem die obere Krallenplatte.

f) Lacertiden.

Ordnet man die 4 untersuchten Formen in die Reihe *Tachydromus septentrionalis*, *Eremias arguta*, *Lacerta agilis* und *Acanthodactylus lineomaculatus*, so vollzieht sich ein allmählicher Übergang von stark gekrümmten, seitlich zusammengedrückten zu auffallend schwach gekrümmten, langgestreckten Krallen.

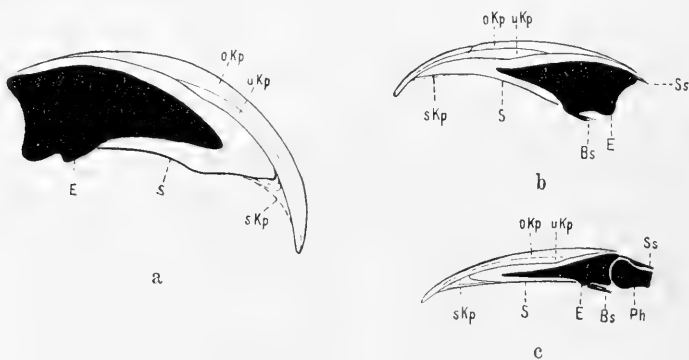


Fig. P. Optische Längsschnitte durch Krallen von Lacertiden
a von *Tachydromus septentrionalis*, 45:1; b von *Lacerta agilis*, 13:1; c *Acanthodactylus lineomaculatus*, 13:1.

Bezeichnung wie in Fig. L.

Die Krallen von *Tachydromus* (Textfig. Pa) erinnern durch ihre starke Krümmung und seitliche Abflachung etwas an die Krallen der Geckoniden; indessen erreicht, abgesehen von dem Fehlen einer Krallenröhre, die Krallenwurzel nicht die Höhe wie bei jenen Formen. Obere und untere Krallenplatte enthalten Pigment; die untere ist dünner als die obere. Die Krallenspitze ist lang und ziemlich scharf, die ausgedehnte Krallensohle leicht geknickt, die Sohlenhöhle klein, das Ausfüllungshorn gering entwickelt.

Eremias besitzt weniger stark gekrümmte Krallen mit kräftiger Spitze, die sich im übrigen denen von *Tachydromus* anschließen. Sie leiten über zu den Krallen von *Lacerta agilis* (Textfig. Pb), „sichelförmigen“ Krallen, mit kräftigem Krallenrücken, langer Sohle und ziemlich schwacher, stärker gekrümmter Spitze. Sohlenhöhle und Ausfüllungshorn sind schwach entwickelt. Hier beobachtete ich die durch den Krallenwall verursachten Erscheinungen an der Krallenplatte, die S. 406 genauer besprochen sind. LEYDIG (1872, p. 60—61) hat die Krallen sämtlicher einheimischer Lacertiden untersucht und abgebildet und gibt Angaben über das verschiedene Verhalten der Krallen an Vorder- und Hinterfüßen. Ferner bemerkt er, daß bei *Lacerta agilis* und *viridis* die Krallen rein sichelförmig seien, bei *muralis* und *vivipara* dagegen die Krallenbasis an Höhe beträchtlich zunimmt.

Die Krallen von *Acanthodactylus* (Textfig. Pc) erschienen außergewöhnlich schlank und sehr schwach gekrümmt. Ihre Sohle reicht nach hinten fast soweit wie der Krallenrücken. Die Sohlenhöhle ist langsstreckt und flach. Die obere Krallenplatte besteht aus sehr feingestreiftem Horn, dessen Schichtung unter spitzem Winkel zur Achse verläuft, die untere Krallenplatte aus weniger stark abgeplatteten Zellen, deren Schichtung der Achse mehr parallel geht. Beide Krallenplatten sind leicht pigmentiert.

Ein Blick auf die Textfiguren Pa—c zeigt, daß auch die Endphalangen einen entsprechenden Formwechsel durchlaufen. Die Beugesehnen sitzen an einem kleinen ventralen Vorsprung der Phalange an; die Strecksehne enthält bei *Acanthodactylus* ein kleines Knorpelchen, das als abgegliederter Teil der Endphalange zu betrachten ist.

g) Gerrhosauriden.

Die kräftigen Krallen von *Gerrhosaurus nigrolineatus* (Textfig. Q) schließen sich den flachen Lacertiden-Krallen an. Wie diese besitzen

Fig. Q.

Optischer Längsschnitt durch die Kralle von *Gerrhosaurus nigrolineatus*. 13:1.

Bezeichnung wie in Fig. L.



sie eine lange gerade Sohle mit kleiner, auf den vordersten Teil der Kralle beschränkte Sohlenhöhle. Die obere Krallenplatte ist

etwas dicker als die untere; beide sind pigmentiert. Die Krallenspitze ist kurz und nicht sonderlich scharf. Die Endphalange ist in ihrer Form der Kralle angepaßt. Die Strecksehne enthält kurz hinter der Ansatzstelle ein kleines Knöchelchen.

h) Scinciden.

Die Scinciden bieten wohl die größte Mannigfaltigkeit in der Form der Krallen dar: hoch entwickelte Kletterkrallen, typische Grabkrallen und alle Übergänge zwischen beiden Extremen.

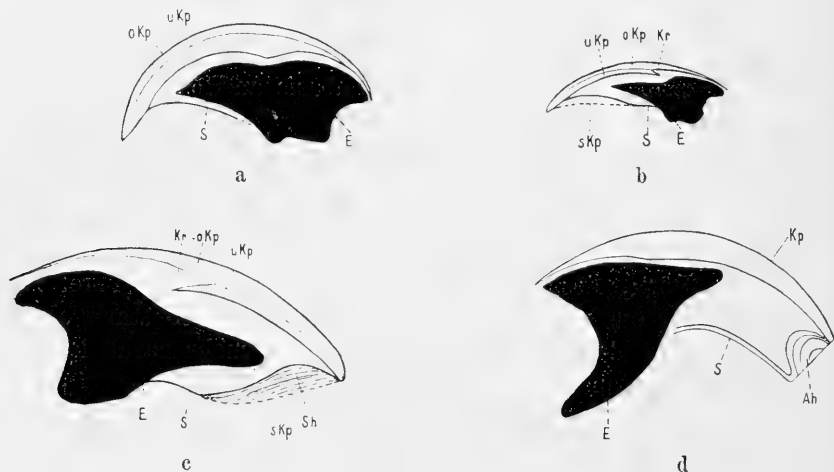


Fig. R. Optische Längsschnitte durch Krallen von Scinciden

a von *Lygosoma smaragdinum*, 13:1; b von *Chalcides ocellatus*, 13:1; c von *Chalcides tridactylus*, 66:1; d von *Trachysaurus rugosus*, 6:1.

Bezeichnungen wie in Fig. L.

Lygosoma smaragdinum (Textfig. Ra), ein ausgezeichnete Kletterer, besitzt Krallen, die durch ihre gleichmäßige, starke Krümmung, die seitliche Abplattung und die Höhe an der Basis den Geckonidenkrallen vergleichbar sind. Obere und untere Krallenplatte sind sehr fein und schräg zur Achse geschichtet. Ganz auffallend gestaltet sich ihr Dickenverhältnis. Während in der Regel die obere Krallenplatte dicker ist als die untere, herrscht hier das umgekehrte Verhalten: die untere Krallenplatte ist um mehr als das Doppelte so dick wie die obere (vgl. Textfig. Bd). Ein Vergleich der Matrixflächen beider Krallenplatten zeigt entgegen dem gewöhnlichen Vorkommen, aber, entsprechend dem Dickenverhältnis der Krallenplatten, daß die

proximale Matrix viel kürzer ist als die distale. Da nun die obere Krallenplatte kräftig pigmentiert erscheint, heben sich beide sehr scharf voneinander ab. Die Krallenspitze ist scharf, die Sohle kurz, Sohlenhöhle und Ausfüllungshorn kaum entwickelt. Die Endphalange zeigt gedrungene, nach vorn zugespitzte Form. Der Gelenkkopf der vorletzten Phalange, der mit ihr articuliert, ist ziemlich klein, wenn auch nicht so auffallend wie bei den Geckoniden.

Auch die Krallen von *Mabuia quinquetaeniata* verraten noch den guten Kletterer. Sie sind kräftig gekrümmt, mit langer scharfer Spitze versehen. Ihre Höhe an der Basis ist geringer als bei *Lygosoma*, die Sohle länger, die Sohlenhöhle kaum ausgebildet. Obere und untere Krallenplatte sind gut abgesetzt, gleich dick und schräg zur Achse geschichtet.

Chalcides ocellatus leitet bereits zu den Grabkrallen über. Die Krallen (Textfig. Rb) sind schon bedeutend weniger gekrümmt, mit stumpfer kurzer Spitze und langer Sohle ausgestattet. Da die Krallenseiten ventral auf längerer Strecke frei vorstehen, ist eine ziemlich ausgedehnte, wenn auch flache Sohlenhöhle vorhanden. Obere und untere Krallenplatte verhalten sich in bezug auf Dicke gleich. Bemerkenswert ist, daß sie einen Anlauf zur Bildung einer Krallenröhre zeigen.

Die gleiche Eigentümlichkeit weisen auch die Krallen an den schwachen Beinen von *Chalcides tridactylus* auf (Textfig. Rc). Da das Tier sich durch Schlängeln fortbewegt, kommen die Krallen für die Locomotion nicht in Frage, sie könnten nur beim Eingraben helfen. Die Krallen sind für die Größe des Tieres recht klein, was wohl mit der Rückbildung der ganzen Extremität zusammenhängen mag. Von den beiden, den Krallenrücken zusammensetzenden Schichten ist die obere dicker als die untere. Eine frei vorstehende Krallenspitze besteht nicht. Die ziemlich lange Sohle besitzt eine Sohlenhöhle, die bis zum distalen Ende der Kralle reicht.

Sehr kräftige Grabkrallen besitzt *Trachysaurus rugosus* (vgl. Textfig. Rd). Sie sind ziemlich stark gekrümmt, seitlich etwas zusammengedrückt, meist ohne Spitze, vorn quer abgestutzt. Krallenplatte und -sohle bestehen aus dickem Horn. An der Krallenplatte konnte ich eine Zusammensetzung aus zwei Schichten nicht feststellen, außer *Brookesia* (s. u.) der einzige derartige Fall in dem von mir untersuchten Material! An einigen Krallen ragte der Krallenrücken ein wenig als kurze breite Spitze vor, eine Folge schnellerer Abnutzung der dünneren seitlichen Krallenteile. Eigen-

artig ist das Verhalten des quer abgestutzten vorderen Krallenendes. Während sonst das Ausfüllungshorn Düten bildet, deren Spitzen nach vorn zeigen, besteht es hier aus dicht aneinander gepreßten, halbkuglig gewölbten Hornlamellen, die ihre konvexe Seite dem Kralleninnern zukehren. Eine entsprechende Form muß auch die Matrix des Ausfüllungshorns besitzen. Dieses sonderbare Verhalten ist wohl auf den Druck zurückzuführen, den das Krallenende beim Graben aushalten muß, der auch um so leichter eine solche Umformung zustande bringen kann, als die kräftige Endphalange nicht weit in das Kralleninnere eindringt und sein vorderer Teil nur von Bindegewebe, Gefäßen usw. erfüllt ist.

i) Chamaeleontiden.

Die Krallen der untersuchten Chamaeleontiden sind durch eine auffällig starke Krümmung des Spitzenteils ausgezeichnet, die keinem der übrigen Saurier zukommt; sie ermöglicht mit der eigenartigen Ausgestaltung des Greiffußes überhaupt, kleinere Zweige fest zu umklammern.

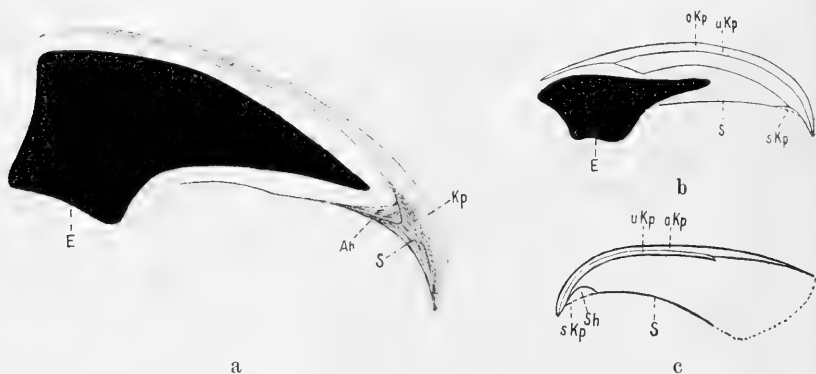


Fig. 8. Optische Längsschnitte durch Krallen von Chamaeleontiden
a von *Brookesia stumpffi*, 47:1; b *Chamaeleo gracilis*, 6,2:1; c von *Chamaeleo* sp.?,
13:1.

Bezeichnung wie in Fig. 1.

Die primitivsten Krallen unter den Chamaeleontiden und den mir vorliegenden Sauriern überhaupt besitzt *Brookesia stumpffi* (Textfig. 8a). Es fehlt nämlich nicht nur eine Differenzierung des Krallenrückens in zwei Schichten, sondern auch eine Gliederung des Stratum Malpighii in einen fertilen und sterilen Abschnitt. Betrachtet

man den Krallenrücken im optischen Längsschnitt, so kann man von seinem Beginn bis zum Zusammenstoßen mit der Sohle eine fortschreitende Zunahme der Dicke konstatieren, die wohl nur aus einer Hornproduktion des gesamten Stratum Malpighii erklärt werden kann. Somit verhalten sich in diesem Punkte die Krallen von *Brookesia* gleich denjenigen der Crocodile und Schildkröten. In der Krallenspitze, die glasartig durchscheinend ist, glaubt man auf den ersten Blick ein Vorhandensein von oberer und unterer Krallenplatte feststellen zu können. Genauere Untersuchung aber lehrt, daß die scheinbare untere Krallenplatte die stark entwickelte Krallensohle (*S*) ist, die sich hier an der Bildung der Spitze mitbeteiligt. Dort wo die Krallenplatte an die Sohle anstößt, enthält sie eine Zone kleinerer Körnchen, die bei durchfallendem Licht bräunlich, bei auffallendem weiß erscheinen; um Melanin kann es sich demnach bei diesen Körnchen nicht handeln, wahrscheinlich sind sie Onychin (Luftbläschen?). Zwischen Sohle und Krallenrücken ist in Form eines Kegels zahlreicher, fest aneinander gepreßter Lamellen Ausfüllungshorn (*Ah*) eingeschoben, das aber nicht die Krallenspitze erreicht. Es müssen hier eigentümliche Verschiebungen der Hornmassen der Sohle vor sich gehen, da die Spitze des Kegels von Sohlenhorn nicht wie gewöhnlich in der Grenze von Krallenrücken und Sohle liegt, sondern in der Sohle. Durch solche Verschiebungen läßt sich auch nur erklären, daß die Sohle im Spitzenteil der Kralle, also fern von ihrer Matrix, eine so bedeutende Dicke erreicht. Die Endphalange ist lang zugespitzt und reicht weit noch vorn in das Kralleninnere hinein. Der Krallenwall besteht dorsal und ventral aus je einer großen, rechts und links aus je einer kleinen Schuppe.

Bei den untersuchten *Chamaeleo*-Arten *Chamaeleo gracilis* (Textfig. Sb), *Ch. pardalis*, *Ch. sp.?* (Textfig. Sc) ist die Differenzierung in Matrix- und Sterilfläche überall vorhanden. Die Sonderung des Krallenrückens in zwei Schichten konnte ich bei verschiedenen Krallen von *Chamaeleo gracilis* nur im Spitzenabschnitt feststellen, weiter proximal verlor sie sich; bei anderen Krallen der gleichen Art dagegen war sie sehr gut kenntlich (Textfig. Sb); hier übertraf die untere Krallenplatte die obere etwa ums Doppelte an Dicke. Eigentümlich für die Krallen von *Chamaeleo gracilis* ist auch eine Unregelmäßigkeit in der Schichtung des Krallenrückens gerade an der Stelle der scharfen ventralen Umbiegung des Spitzenteils, die auch wohl mit dieser Richtungsänderung in Zusammenhang stehen mag (s. S. 406). Sehr charakteristisch ist für die Krallen des Cha-

mäleons die starke Zusammenpressung der Krallenseiten gegen die Sohle hin (vgl. Textfig. Fb): auf dem größten Teil der Krallenunterseite kann von einer Sohle nicht gesprochen werden, da die scharfen Ränder der Krallenseiten sich zu einem First zusammenlegen. Erst im vorderen Teil der Kralle weichen sie auseinander und lassen zwischen sich Raum für eine kleine Sohlenhöhle. Ausfüllungshorn konnte ich bei *Chamaeleo gracilis* und *Ch. sp.*, (einer nicht näher zu bestimmenden kleinen Art), nicht feststellen; dagegen bildet es bei *Chamaeleo pardalis* sehr zahlreiche, spitze, ineinander gesteckte Trichter. Die Endphalange ist im basalen Teil sehr dick und wie die Kralle selbst in dieser Gegend von rundlichem Querschnitt. Im Bereich der Sohle flacht sie sich seitlich ab und endet spitz ausgezogen. Der Krallenwall besteht dorsal aus einer großen Schuppe, ventral aus mehreren kleinen.

II. Entwicklung der Eidechsenkrallen.

Systematisches Verzeichnis der untersuchten Embryonen.

Die mit * versehenen Stadien wurden nur auf die äußere Form, nicht an Schnitten untersucht. ¹⁾

Geckonidae

1. *Gecko verticillatus* SAUR. *10 cm
2. *Hemidactylus* *2 cm, 2,5 cm, 3 cm
3. *Gymnodactylus* *4 cm, *5 cm
4. *Ptychozoon* 3,5 cm, 4,5 cm, *6 cm

Agamidae

1. *Draco volans* L. A, B, C, D (etwa zwischen 2—7 cm).
2. *Calotes jubatus* D. et B. 4 cm, 5,5 cm, 7 cm, 7,5 cm

Lacertidae

1. *Lacerta agilis* L. 4,5 cm
2. *Lacerta vivipara* ca. 3 cm

Scincidae

1. *Chalcides ocellatus* *4,5 cm
2. *Cyclodius gigas* ca. 6 cm

1. Entwicklung der äußeren Form der Kralle.

Die Zehenspitzen der Eidechsen durchlaufen in der Ontogenese recht beträchtliche Formveränderungen, die aus dem embryonalen

1) Bei den älteren *Stadien mißlingen die Schnitte, bei den jüngeren waren sie bei der geringen Ausbildung der Krallenanlage für uns ziemlich wertlos. Das Material von *Chalcides* war nicht hinreichend konserviert.

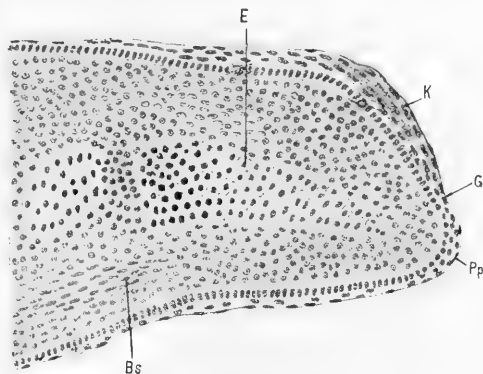
Material die Kralle mitsamt dem Krallenwall und ein embryonales Anhangsgebilde der Kralle, das Krallenpolster, gleichsam herausmodellieren. Vor allem auf den frühesten Stadien zeigen diese Formverhältnisse bei ein und derselben Art eine gewisse Variabilität, die zum Teil auf die verschiedene Lage der Zehen zurückgeführt werden kann, indem z. B. den äußeren Zehen mehr freier Raum gegenüber den inneren zur Verfügung steht. Zum Teil aber handelt es sich hier um eine Erscheinung, die wohl allen Organen mehr oder minder zukommt, auf älteren Embryonalstadien aber zurücktritt. Dazu kommt noch, daß die Krallen von Vorder- und Hinterextremität manchmal zeitliche Differenzen in der Entwicklung zeigen, wie ja Unterschiede zwischen ihnen zeitlebens bestehen können (vgl. LEYDIG's Angaben für die einheimischen *Lacerta*-Arten). Schließlich schien mir manchmal, als wenn die Entwicklung der Krallen auch bei gleich großen Embryonen nicht immer den gleichen Stand zeigte. All diese Variationen besitzen aber nur untergeordnete Bedeutung, und ich werde sie daher in der folgenden Darstellung nicht mehr berücksichtigen.

Die vollständigste Entwicklungsreihe der Krallen lag mir von den Agamiden *Draco* und *Calotes* vor; ich werde sie daher zunächst besprechen und die Befunde bei den übrigen, weniger geschlossenen Reihen daran anknüpfen.

Fig. 1.

Draco. Embryo, Stadium A, etwas weiter fortgeschritten in der Entwicklung als das in Fig. 22, Taf. 24 dargestellte. Längsschnitt durch das Zehenende. 160:1.

K Anlage der Kralle, *P* des Polsters. *G* Grenze zwischen beiden, durch Einsenkung markiert. *E* Endphalange.



Auf dem jüngsten mir zur Verfügung stehenden Stadium A von *Draco* (Fig. 1, Taf. 23), das Differenzierungen an den Zehenspitzen erkennen läßt, sind die kurzen Zehen noch dorsoventral stark abgeplattet und seitlich mit zugespitzten Rändern versehen, die am Grund benachbarter Zehen nach Art einer Schwimnhaut zusammentreten. Das Zehenende bildet eine stumpfe, nach abwärts gerichtete Spitze,

deren vorderer Teil (Fig. 1a, Taf. 23) durch eine leichte, besonders im Profil sichtbare Einsenkung nochmals abgesetzt ist. Schnitte (Textfig. T) und ein Vergleich mit älteren Zuständen lassen erkennen, daß diese Einsenkung die Grenze der Anlagen von Krallenplatte und Krallenpolster darstellt. An manchen Zehen dieses Stadiums ist fast noch nichts davon zu erkennen (vgl. Fig. 22, Taf. 24), an anderen ist diese Differenzierung schon weiter fortgeschritten. Fig. 1a—c, Taf. 23 gibt das beschriebene Stadium von der Seite, von oben und unten gesehen wieder.

Auf dem nächst älteren Entwicklungszustand B (Fig. 2, Taf. 23 — in dieser Figur und den folgenden sind nur die Enden der Zehen dargestellt —) heben sich Kralle und Polster fast in ihrer ganzen Ausdehnung voneinander ab und sind auch gegen die übrige Zehe gesondert. Die Kralle, welche den dorsalen Teil des Zehenendes darstellt, bildet einen länglichen, in der Längsrichtung gekrümmten, nach vorn sich verschmälernden, an den Seiten gerundeten Wulst, der nicht den äußersten Punkt der Zehe erreicht, sondern sich etwas vorher in das Polster einsenkt. So tritt im Profil (Fig. 2a, Taf. 23) nunmehr die Abgrenzung von Kralle und Polster, die im vorhergehenden Stadium eben angedeutet war, sehr scharf hervor. Auch seitlich grenzt sich die Kralle schon gut vom Polster ab. Man vergleiche hierzu die Seiten- und Dorsalansicht (Fig. 2a u. b). Das Polster begleitet die Kralle als ein Wulst, der vornehmlich an der Spitze auffällt, proximal allmählich verstreicht (Fig. 2b). Auf der Unterseite der Zehe (Fig. 2c) hebt sich das Polster zu dieser Zeit nur wenig ab. Der distale, Kralle und Polster umfassende Teil der Zehe, den man kurz als Krallen- teil der Zehe bezeichnen kann, wird durch eine seichte, die ganze Zehe schräg umgreifende Ringfurche vom proximalen Teil der Zehe geschieden; sie ist die erste Anlage des Krallenwalles.

Zwischen dem Stadium B und dem nunmehr folgenden C von *Draco* liegt zeitlich eine ziemlich weite Kluft, die aber einigermaßen durch später zu besprechendes Material des verwandten *Calotes* ausgefüllt wird. Im Stadium C nämlich sind die Schuppen, deren Anlage auf dem Zustand B noch nicht zu sehen war, schon ziemlich vollkommen ausgebildet (Fig. 3a—c, Taf. 23). Die Kralle hat sich verlängert und nähert sich schon der endgültigen Form. Im Gegensatz zu den früheren Stadien liegt sie nicht mehr in der geraden Verlängerung der Zehe, sondern erscheint ventral gegen sie gebeugt. Diese Knickung tritt mit dem Fortschreiten der Entwick-

lung immer deutlicher hervor. Längsgekrümmt und seitlich zusammengedrückt, nach vorn zugespitzt, senkt sich die Kralle mit ihrer Spitze in das Polster ein. Seitlich läßt sie sich in der ganzen Ausdehnung vom Polster trennen. Die Basis der Kralle zeigt dorsal eine leicht bräunliche Pigmentierung, die derjenigen am übrigen Körper vorauszueilen scheint, und wird von zwei den Krallenwall bildenden, großen, dorsal und ventral gelegenen Schuppen umfaßt, von denen die obere die untere an den Seiten der Zehe überdeckt. Die ventrale Schuppe zeigt am Unterrand eine scharfe Knickung. Im übrigen sei betreffend des Krallenwalles auf den speziellen Teil (s. S. 422) verwiesen. Das Krallenpolster hat auf diesem Stadium wohl den Höhepunkt seiner Entwicklung erreicht. Es bildet ein recht auffälliges Anhängsel von weißlicher, durchscheinender Farbe auf der Ventralseite der Kralle, das im ganzen etwa die Form eines Kolbens besitzt, dessen angeschwollenes, kuglig gerundetes Ende die Krallenspitze aufnimmt und dessen verjüngter Teil sich der Krallensohle anschmiegt und bis zum ventralen Krallenwall reicht. Mehr als durch eine eingehende Beschreibung wird seine Form durch eine Betrachtung der Fig. 3a—c, Taf. 23 verständlich werden, die das Polster von der Seite, von oben und unten gesehen zeigen. Besonders die Dorsalansicht (Fig. 3b) mag darauf hinweisen, warum ich dieser embryonalen Bildung die Bezeichnung Krallenpolster gegeben habe: wie ein schwerer, auf einem weichen Polster liegender Gegenstand so treibt das Vorderende der Kralle in seiner Umgebung die Unterlage allseits wulstig hervor.

Im Stadium D (Fig. 4a—c, Taf. 23), dem letzten, das noch ein Polster aufwies, ist die Kralle noch größer geworden, ihre Form noch besser ausgeprägt. Sie erscheint bräunlich pigmentiert; auch an der Haut im übrigen macht sich jetzt Färbung bemerkbar. Das Polster dagegen hat an Masse kaum zugenommen, ist aber mit dem Auswachsen der Kralle gedehnt worden und hat so schlankere Form gewonnen. Dies geht vor allem aus einem Vergleich der Ventralansicht mit der des vorausgegangenen Stadiums (Fig. 3c u. 4c) hervor. Das relativ kleiner gewordene, angeschwollene Endstück des Krallenpolsters setzt sich unvermittelter von dem verschmälerten, hier sehr dünn ausgezogenen Abschnitt unter der Sohle ab. Es umhüllt das Krallenende, das in der Seitenansicht durchschimmert (Fig. 4a) und dessen Spitze auch beim Betrachten des Polsters von unten als dunkler Punkt (Fig. 4c) zu bemerken ist.

Auf dem ältesten mir vorliegenden embryonalen Entwicklungszustand, Stadium D (Fig. 5, Taf. 23), ist das Polster schon abgefallen, so daß die auf ihrer dorsalen Seite kräftig gebräunte Kralle nunmehr frei vorsteht. Das Abwerfen des Polsters findet also noch in embryonaler Zeit statt, gleichzeitig mit dem Abwerfen der fötalen Hornschicht am übrigen Körper. Allerdings steht das Stadium D wahrscheinlich sehr kurz vor dem Ausschlüpfen. Zu seiner Charakteristik sei angeführt, daß die Haut außer den Melanophoren schon Guanophoren enthält. Bemerkenswert ist, daß die Kralle noch nicht ganz die endgültige Form erreicht hat, welche sie beim erwachsenen Tier aufweist (Fig. 6a u. b, Taf. 23). Die Sohlenhöhle, die Lamellen von Ausfüllungshorn und das für *Draco* charakteristische frei vorstehende Endchen der Krallensohle fehlen ihr noch. Dieser Unterschied wird verständlich, wenn man bedenkt, daß alle jene Eigentümlichkeiten mit dem weiteren Wachstum der Kralle zusammenhängen.

Bei der großen Übereinstimmung, welche die fertigen Krallen von *Draco* und *Calotes* aufweisen, ist es selbstverständlich, daß auch die Entwicklungszustände der letzten Form denen von *Draco* in allen wesentlichen Punkten gleichen. Ich habe mich daher in der Auswahl der Abbildungen von *Calotes* beschränkt und kann mich auch in der Schilderung kürzer fassen. *Calotes*-Embryonen von 4 cm Länge entsprechen ungefähr in der Ausbildung der Krallen dem beschriebenen Stadium A von *Draco*. Die dorsoventral abgeplatteten, nach vorn etwas verbreiterten Finger (Fig. 7, Taf. 23) spitzen sich distal etwas schlanker als bei *Draco* zu und zeigen wie dort, allerdings weniger gut, die Absetzung der Anlagen von Kralle und Krallenpolster, besonders im Profil (Fig. 7a).

Embryonen von *Calotes*, welche die Länge von 5,5 cm erreicht haben, gleichen dem Stadium B von *Draco*. Der Krallenteil der Zehe hat sich gegen den Rest durch eine sehr flache Ringfurche, die erste Andeutung des Krallenwalles, und seitliche Abplattung abgesetzt (Fig. 8, Taf. 23). Fast in ihrer ganzen Ausdehnung läßt sich nun die Kralle gegen das Polster abgrenzen, in das ihre Spitze versenkt ist. Das Krallenpolster von *Calotes* ist im Vergleich zur Kralle gegenüber *Draco* auf diesem Stadium mächtiger.

Das nunmehr folgende Stadium von 7 cm steht zwischen den Zuständen B und C von *Draco* und gibt vor allem Aufschluß über das Verhalten des Krallenwalles, den wir beim fliegenden Drachen nur in seiner allerersten Anlage und dann später fertig beobachten

konnten. Bei dem in Rede stehenden *Calotes*-Embryo (Fig. 9, Taf. 23) machen sich an den Fingern die ersten Schuppenanlagen in Form von welligen Erhebungen im Profil bemerkbar. Die Beschuppung der Finger von *Calotes* stimmt (vgl. Fig. 10, Taf. 23) mit der von *Draco* überein. Der fertige Krallenwall wird von einer dorsalen und ventralen Schuppe gebildet, weiter proximal wird dann der Finger von 4 Schuppenreihen umschlossen, einer dorsalen, einer ventralen und zwei lateralen. In ihrer ersten Anlage scheinen diese Schuppen nicht als Einzelerhebungen aufzutreten, sondern in Form von Ringwülsten, die den Finger umgeben und sich erst später deutlich in die Anlagen der einzelnen Schuppen zerteilen. Der vorderste dieser Wülste ist bei weitem kräftiger ausgebildet als die hinteren und stellt die Anlage des Krallenwalles dar, der beim fertigen Tier, wie schon erwähnt, aus 2 Schuppen besteht. Dieser Ringwulst liegt da, wo auf dem vorhergehenden Stadium die seichte Furche sich befand, genauer gesagt, die proximale Wand dieser Furche hat sich zum Krallenwall erhoben. Besonders kräftig ist der Wulst ventral entwickelt, wo sich später die auch bei *Draco* erwähnte eigentümlich geknickte Schuppe befindet. Auf diesem Stadium beginnt der Krallenteil der Zehe sich gegen ihre Achse ventral zu beugen. Kralle und Polster sind nicht in ihrer ganzen Ausdehnung voneinander trennbar, gehen vielmehr im proximalen Abschnitt ineinander über. Das Polster ist ähnlich geformt wie bei *Draco*; nur ist sein Vorderteil weniger stark angeschwollen als dort.

Calotes-Embryonen von 10 cm Länge, das älteste mir vorliegende Stadium, zeigen die Beschuppung und damit den Krallenwall voll ausgebildet (Fig. 10, Taf. 23). Die Kralle hat die embryonale Entwicklung vollendet und schimmert mit ihrer Spitze durch das Polster, das sie bei ihrem Längswachstum gestreckt hat. Auch jetzt noch besitzt das Polster eine plumpere Form als bei *Draco*. Bei der bedeutenderen Größe der Krallen von *Calotes* läßt sich in der Profilansicht feststellen, daß vom Polster ein dünnhäutiger Überzug, die fötale Hornschicht, sich auf die Kralle fortsetzt und diese umhüllt. —

An zweiter Stelle mögen die Geckoniden Berücksichtigung erfahren; ich untersuchte *Hemidactylus*-Embryonen von 2, 2,5 und 3 cm Länge, ferner *Ptychozoon*-Embryonen von 4,5 und 6 cm, schließlich *Gymnodactylus*-Embryonen von etwa 4—5 cm Länge. Da bei keiner der genannten Formen die Entwicklungsreihe hinreichend geschlossen ist, bespreche ich die annähernd gleichartigen Stadien der 3 Arten zusammen.

Früheste Entwicklungszustände der Kralle der Geckoniden liegen mir nur von *Hemidactylus* (Stadium von 2 cm Länge, Fig. 11, Taf. 23) vor. Die kurzen gedrungenen Zehen spitzen sich distal zu. Das verjüngte Zehenende geht auf der Dorsalseite allmählich in den proximalen Zehenabschnitt über; auf der Ventralseite dagegen grenzt es an eine wulstige Erhebung (Fig. 11b), die sich gemäß späteren Stadien als Anlage der Haftlappen erweist. Da nun bei *Hemidactylus* der vor dem Haftlappen gelegene verjüngte Zehenabschnitt nicht allein die Krallenanlage darstellt, sondern den vordersten gegen die Zehenachse dorsal abgeknickten Teil des Fingers repräsentiert (vgl. Fig. 12 u. 13, Taf. 23), so kann er nicht dem verjüngten Endabschnitt der Agamiden-Zehe verglichen werden. Die jenem „Krallenteile“ entsprechende Bildung tritt vielmehr erst auf späteren Stadien hervor.

Bei dem 2,5 cm *Hemidactylus*-Embryo (Fig. 12) und ähnlich bei dem 4,5 cm langen Stadium von *Ptychozoon* (Fig. 14) beginnen die einzelnen Haftlappen sich aus dem gemeinsamen Wulst herauszusondern, und der Krallenteil der Zehe hebt sich durch die Anlage des Krallenwalles vom abgeknickten Fingerstück ab. Der Krallenteil hat wohl durchweg bei den Geckoniden auf diesem Stadium die Form eines stumpfen, ventral gekrümmten, seitlich leicht zusammengedrückten Kegels, für welchen ich den Namen Krallenkegel beibehalten werde, den ich gelegentlich der Untersuchung der *Geckolepis*-Embryonen (W. J. SCHMIDT, 1913, p. 444) zuerst anwandte. Kralle und Krallenpolster lassen sich am Krallenkegel in diesem Entwicklungsgrad äußerlich noch nicht auseinanderhalten. Man sieht aber schon, daß der Krallenkegel in seiner dorsalen Mediane aus stärker verhornter Substanz besteht.

Späterhin erfährt der Krallenkegel eine bedeutende seitliche Abflachung, wie das 3 cm-Stadium von *Hemidactylus* (Fig. 13, Taf. 23), noch schöner das 4 cm-Stadium von *Gymnodactylus* (Fig. 16, Taf. 23) lehren. Gleichzeitig damit werden Kralle und Krallenpolster voneinander unterscheidbar. Die stark gekrümmte Kralle bleibt nicht wie bei den Agamiden mit ihrer Spitze gegen das Polster zurück und dringt in dasselbe ein, sondern sie umgreift es, so daß im Profil Polster und Kralle nicht voneinander abgesetzt erscheinen. Auf diesem Stadium bietet sich bei den Geckoniden das Polster als eine ovale Platte dar, die sich der Krallensohle anschmiegt und von der Krallenspitze bis zum Krallenwall reicht. Diese Platte ist in ihrer ganzen Ausdehnung von ziemlich gleicher Dicke; vor allem fehlt ihr gegen-

über den Agamiden der angeschwollene vordere Teil, in den sich dort die Krallenspitze einsenkt. Von einem solchen Eindringen der Krallenspitze ins Polster kann bei den Geckoniden kaum die Rede sein; vielmehr liegt sie nur dem Polster auf.

Bei noch älteren Stadien (*Ptychozoon* von 6 cm Fig. 15; *Gymnodactylus* von 5 cm Fig. 17, Taf. 23), deren Beschuppung voll entwickelt ist, beginnt das Polster sich von der Kralle abzulösen. Die Trennung beider vollzieht sich zunächst an der Krallenspitze und schreitet von hier gegen die Sohle fort. —

Von Lacertiden standen mir nur 2 embryonale Stadien, ein jüngeres von *Lacerta vivipara* (etwa 3 cm lang) und ein älteres von *Lacerta agilis* (4,5 cm lang), zur Verfügung. Beim jüngeren (Fig. 18, Taf. 23) umgreifen die Schuppenanlagen in Form der bei *Calotes* geschilderten Ringwülste die Zehe. Der vorderste derselben ist am meisten ausgebildet und stellt die Anlage des Krallenwalles dar. Ähnlich wie bei den Geckoniden ist auch hier ein Krallenkegel vorhanden, der die Anlagen von Kralle und Polster in sich begreift. Er bildet einen von den Seiten her zusammengedrückten, in der Längsrichtung schon ziemlich stark gekrümmten und daher gegen die Zehenachse ventral abgebeugten Zapfen, der mit stumpfer Spitze endigt. Seine dorsale Partie zeichnet sich durch stärkere Verhornung aus, hebt sich aber plastisch kaum vom Polster ab.

Das ältere Entwicklungsstadium von *Lacerta agilis*, das in Fig. 19a in Seitenansicht, in Fig. 19b (Taf. 23) von unten dargestellt ist, zeigt die Beschuppung, insbesondere den von zwei Schuppen gebildeten Krallenwall, fertig ausgebildet. Auch die Kralle hat die endgültige Form erreicht und ist vom Polster deutlich geschieden. Das Krallenpolster ist eine dünne weißliche Platte, die in den von der Krallensohle gebildeten Bogen eingefügt ist und ventral fast mit gerader Linie abschließt. Bei der Ansicht der Zehenspitze von unten (Fig. 19b) sieht man, daß diese Platte sich nach vorn zu verdickt und so ein Zustand erlangt wird, der an die Verhältnisse bei den Agamiden erinnert. Indessen ragt bei den Lacertiden wie bei den Geckoniden das Polster distal nicht über die Kralle vor, und wie bei den Geckoniden so senkt sich auch bei den Lacertiden das Krallenende nicht ins Polster ein, sondern ruht dem Polster auf. —

Zum Schluß seien noch zwei spätere Entwicklungsstadien von Scinciden und zwar von *Cyclodus gigas*, ca. 6 cm lang (Fig. 20, Taf. 23) und *Chalcides ocellatus* 4,5 cm lang (Fig. 21, Taf. 33) be-

schrieben. Krallenwall und Kralle sind gut ausgebildet. Schon jetzt bietet die Kralle von *Cyclodus* durch ihre Kürze, geringe Krümmung und stumpfe Spitze das typische Aussehen einer Grabkralle. Besser als bei irgendeiner der vorher geschilderten Formen kann man bei diesen Scinciden beobachten, daß die ganze Kralle in einer zarten Hülle, dem fötalen Stratum corneum, steckt, die auf ihrer ventralen Seite ins Polster übergeht. Daß die Hülle sich von der Kralle abgehoben hat, ist vielleicht auf Rechnung schlechterer Konservierung zu setzen. Das Polster ist wie die Kralle etwas seitlich zusammengedrückt, verschmälert sich aber nur wenig zur Krallenbasis hin. —

Überschauen wir nochmals unsere Befunde hinsichtlich des Krallenpolsters, so kommen wir zu dem Ergebnis, daß es — allerdings in wechselnder Form — bei allen untersuchten Arten der Geckoniden, Agamiden, Lacertiden, Scinciden vorkommt. Ich halte es für äußerst wahrscheinlich, daß es Gemeingut sämtlicher Eidechsenfamilien ist.

2. Histogenese der Krallen.

Um die Darstellung übersichtlicher zu gestalten, verfolgen wir getrennt die Histogenese der Krallenplatte, dann die von Krallensohle und -polster und schließlich von Krallenwall und -falz.

a) Krallenplatte.

In der Entwicklung der Krallenplatte lassen sich ziemlich scharf drei Perioden unterscheiden. Die früheste Periode umfaßt die Differenzierungen des Epithels an der Zehenspitze, die zur ersten Anlage der Krallenplatte führen; in der zweiten vollzieht sich die Ausgestaltung der oberen Krallenplatte; in der dritten bildet sich wesentlich die untere Krallenplatte, deren Anfänge schon etwas in das Ende der zweiten Periode zurückreichen; gleichzeitig schreitet die Entwicklung der oberen Krallenplatte weiter fort.

Erste Anlage der Krallenplatte.

Die erste Anlage der Krallenplatte habe ich nur bei *Draco* und *Calotes* genauer untersucht; nach einigen Stichproben bei anderen Formen zu schließen, vollzieht sie sich überall gleich. Es kommen für die erste Periode von *Draco* das Stadium A, von *Calotes* 4 cm

lange Embryonen in Betracht; ihre äußeren Formverhältnisse wurden vorhin geschildert (vgl. Fig. 1 u. 7, Taf. 23). Da sie sich fast ganz gleich verhalten, habe ich fürs Folgende nur Abbildungen von *Draco* gegeben.

Zur allgemeinen Charakteristik der histologischen Differenzierung auf den vorliegenden Entwicklungszustand sei erwähnt, daß die Phalangen schon knorpelig angelegt sind (vgl. E, Textfig. T, Fig. 22, Taf. 24). Sie werden von zartem, embryonalem Bindegewebe umhüllt, das sich gegen das Epithel durch eine dünne kollagene Grenzlamelle absetzt. Dieses Bindegewebe ist durch einen erstaunlichen Kernreichtum ausgezeichnet, der ebenso wie die Gegenwart zahlreicher Mitosen auf ein starkes Wachstum dieser Gewebemassen hinweist. Die Bindegewebskerne sind im allgemeinen rundlich und zeigen in ihrer Anordnung, falls eine solche überhaupt regelmäßig ist, eine Beziehung zu den Phalangenknorpeln, die sie in konzentrischer Schichtung umlagern (Fig. 23, Taf. 24). Ventral von der Endphalange, von ihrem hinteren Teil anfangend, proximal immer deutlicher hervortretend, machen sich Züge länglicher Kerne bemerkbar, die Anlage der Beugesehne (*Bs*, Textfig. T). Außerdem verlaufen im Bindegewebe Blutgefäße (*B*, Fig. 22 u. 23 Taf. 24), die sich vornehmlich auf der Dorsalseite der Zehe halten und in der Zehenspitze besondere Entfaltung erreichen.

An Längsschnitten durch die Zehen fällt eine Verdickung des Epithels an der Zehenspitze auf, die proximal etwa so weit reicht wie die Endphalange und auf der dorsalen Seite, die uns hier allein interessiert, etwas stärker ausgebildet ist als auf der ventralen (Textfig. T u. Fig. 22, Taf. 24). Diese Epithelverdickung der Dorsalfläche, die gemäß Querschnitten (Fig. 23, Taf. 24) auch an den Seiten der Zehe hinabreicht, stellt die Anlage der Krallenplatte dar. Im Längsschnitte betrachtet nimmt sie von der proximalen Seite her allmählich zu, erreicht fast am Zehenende ihren Höhepunkt und vermindert sich distal wieder etwas, um sich mehr oder minder deutlich gegen die Epithelverdickung auf der Ventralseite zu begrenzen. Der Abschluß des Epithels gegen seine Unterlage ist geradlinig; auch auf späteren Entwicklungsstadien kommt nie Papillen- oder Leistenbildung im Bereich der Matrix vor, wie sie für die Krallen der Säuger (nach SIEDAMGROTZKY, 1871) oder den menschlichen Nagel charakteristisch ist.

Die Dickenzunahme des Epithels beruht auf einer Vermehrung seiner Schichten. Das gewöhnliche Epithel der Zehe von

Draco, wie es in Fig. 24, Taf. 24 nach einer Stelle kurz vor dem proximalen Beginn der Krallenplattenanlage wiedergegeben ist, besteht auf dem vorliegenden Entwicklungszustand aus zwei Schichten, aus einer inneren oder basalen Lage kurzzyklischer Zellen (pZ) und einer äußeren Lage stark abgeplatteter Zellen (pZ). Die basalen Cylinderzellen enthalten rundliche oder längliche Kerne, deren großer Durchmesser im letzten Falle senkrecht zur Epidermisfläche steht, und die ein ziemlich dichtes chromatisches Gerüst und einen oder auch mehrere Nucleolen besitzen. Im Plasma dieser Zellen sind sehr zarte Fibrillen (Plasmafasern) sichtbar, die leicht geschlängelt in der Längsrichtung der Zellen verlaufen. Die seitliche Abgrenzung der Zellen erfolgt anscheinend nur durch die meist in ihrer Peripherie gelegenen Plasmafasern. Intercellularen und Brücken zwischen den seitlichen Wänden benachbarter Zellen konnte ich nicht erkennen, obwohl sie nach Befunden an der gewöhnlichen Reptilienepidermis vorhanden sein dürften. Die Abplattung der Zellen der äußeren Lage betrifft vornehmlich den kernfreien Teil. Dort, wo der nur leicht zusammengedrückte Kern liegt, zeigt die Zelle im Profil gesehen, eine unvermittelte Vorwölbung. Weil nun die Zellwand sich dem Kern dicht anschmiegt, gewinnt man bei schwächeren Vergrößerungen stellenweise den Eindruck, als ob vereinzelte Kerne ohne Zelleib über die basale Zellschicht verstreut seien. Die Kerne der abgeplatteten Zellen bieten meist nicht mehr ein dichtes Gerüst mit feinen Chromatinkörnchen dar, sondern erscheinen leerer als die der basalen Zellen und enthalten außer dem Nucleolus nur vereinzelter zerstreute Chromatinbröckchen, ein Hinweis auf die abnehmende Lebensenergie dieser Zellen. In ihrem Plasma konnte ich keine deutlichen, bestimmt geordneten Fibrillen wahrnehmen. Die Zellen besitzen dünne, wohl als verhornt zu betrachtende Wände. Gewöhnlich sind die Zellen in den seitlichen Teilen so stark verdünnt, daß die benachbarten sich nur linienhaft berühren, nicht mit eigentlichen seitlichen Wänden aneinanderstoßen. Ein Über-einanderschieben der zugeschärften Ränder benachbarter Zellen kommt auf diesem Stadium im allgemeinen nicht vor.

Das so beschaffene, gewöhnliche Epithel geht allmählich in die Anlage der Krallenplatte über, indem sich zwischen die äußere und innere Lage zunächst eine, dann 2, stellenweise sogar 3 Zellenlagen einschieben und damit die Epidermis insgesamt bis 5 Zellenlagen umfaßt. Fig. 25, Taf. 24 gibt das Epithel der Krallen-

plattenanlage von *Draco* wieder, nicht gerade an seiner dicksten Stelle, sondern mehr proximal, dort wo es 3—4schichtig ist. Die basalen Cylinderzellen erscheinen schlanker und höher als im gewöhnlichen Epithel, ihre Kerne, die den gleichen Bau zeigen wie dort, infolgedessen länglicher. Die Plasmafasern in ihrem Zelleib sind kräftiger ausgebildet, daher leichter sichtbar, die seitliche Begrenzung der Zellen ist bestimmter. Die zwischen der äußeren und inneren Schicht befindlichen Zellenlagen sind mitsamt ihren Kernen parallel zur Ebene des Epithels abgeflacht, im einzelnen je nach ihrer Lagerung von verschiedener Form. Ihr Plasma sieht etwas heller aus als das der basalen Zellen. Die Wände dieser Zellen besitzen geringe Dicke und werden deutlicher durch schwarze Punkte, die auf der Grenze zweier Zellen in einfacher Reihe liegen. Es handelt sich bei diesen Punkten nicht um Querschnitte von Plasmafasern, die in der Dicke der Zellwand verlaufen (wie bei den später zu besprechenden verhornten Zellen), sondern um Zellbrücken, welche dem Durchgang von Plasmafasern aus einer Zelle in die andere in der Richtung senkrecht zur Fläche der Epidermis dienen. Dafür spricht einmal, daß die Körnerreihe nur einfach (s. dagegen S. 449) auf der Grenze zweier Zellen erscheint, ferner daß man die Plasmafasern der basalen Zellen öfter in einem solchen Korn endigen sieht. Die äußerste Zellenlage gleicht im wesentlichen den platten Zellen der beschriebenen 2schichtigen, gewöhnlichen Epidermis; nur sind die Zellen noch etwas stärker abgeplattet, so daß ihre Kerne nicht mehr so auffällig über den freien Rand der Epidermis vorragen.

Die Dickenzunahme der Epidermis erfolgt bekanntlich durch mitotische Teilung von Zellen der untersten Lagen des Stratum germinativum. Handelt es sich um embryonale, wachsende Organe, so muß natürlich die Teilungsaktivität der Epidermiszellen größer als diejenige der unterliegenden Zellen sein, damit das neugebildete Epidermismaterial nicht nur ausreicht, den Oberflächenzuwachs zu decken, der mit der Volumzunahme des Organs verknüpft ist, sondern auch darüber hinaus die Dicke der Epidermis zunehmen kann (man vgl. hierüber auch THOMS, 1896, p. 58). Diese Verhältnisse erhalten beim Wachstum der Krallen noch dadurch eine Besonderheit, daß die gebildeten Hornmassen nicht parallel zur Oberfläche vorgeschoben, sondern schräg nach vorn zur Krallenspitze hin bewegt werden.

Analysiert man von diesen Voraussetzungen ausgehend die Zell-

vermehrung in der Krallenplattenanlage, so läßt sich zunächst die Existenz einer stärkeren Teilungsaktivität der Epidermis in diesem Bezirk gegenüber der gewöhnlichen Epidermis aus der Form der basalen Epithelzellen ablesen. Die schlankere Form dieser Zellen, deren Kerne sich seitlich fast berühren (vgl. Fig. 25, Taf. 24) — in der gewöhnlichen Epidermis sind sie rundlich und lassen ziemlichen Raum zwischen einander frei — zeugt von einem bedeutenderen Seitendruck der Zellen in dieser Schicht, der seinerseits nur dann zustande kommen kann, wenn das Flächenwachstum der Cutis hinter dem der Epidermis zurückbleibt.

Was die Mitosen angeht, so findet man sie nicht nur in der basalen Cylinderzellenschicht (Fig. 24, Taf. 24), sondern auch in der darübergelegenen (Fig. 27, Taf. 24), ja vereinzelt in noch höheren Lagen der Epidermis. Centrosomen und Kernspindeln sind sehr gut kenntlich, was die Richtung der Teilungsebene mit großer Genauigkeit festzustellen erlaubt. Insbesondere bleiben die Spindelfasern als garbenförmiger Spindelrestkörper (mit Schnürplatte in der Teilungsebene) lange in den Telophasen bestehen (Fig. 26 u. 27, Taf. 24). Man sollte nun erwarten, daß bei einer Dickenzunahme der Epidermis zahlreiche Mitosen anzutreffen wären, deren Spindel senkrecht, deren Teilungsebene also parallel zur Epithelfläche steht, so daß aus einer Mutterzelle 2 übereinander gelegene Tochterzellen entstehen. Eine solche Mitose habe ich nur in einem einzigen Fall (Fig. 26, Taf. 24) beobachtet. Er betrifft die Teilung einer basalen Epidermiszelle, deren Kernspindel nicht vollkommen senkrecht zur Epithelfläche, sondern etwas nach vorn (zur Krallenspitze) geneigt steht, so daß die obere Tochterzelle über und etwas nach vorn von der unteren zu liegen kommt. In dieser Art verlaufende Mitosen würden nicht nur zu einer Schichtenzunahme der Epidermis führen, sondern gleichzeitig das zur Oberfläche der Epidermis vorgeschobene Zellmaterial zur Krallenspitze hin verlagern. Wie aber schon gesagt, sind derartig orientierte Spindeln sehr selten zu finden, die Regel ist vielmehr (Fig. 27, Taf. 24), daß die Spindeln, mag es sich um eine basale oder eine mehr nach außen gelegene Zellen handeln, parallel zur Fläche des Epithels stehen, wie in der gewöhnlichen Epidermis (vgl. Fig. 24, Taf. 24), und so Zellen liefern, die nebeneinander liegen, nicht eine Schichtenzunahme, sondern eine Flächenvergrößerung der Epidermis bzw. einen gesteigerten Seitendruck in den tieferen Zellenlagen bedingen. Infolgedessen kann die Teilungsrichtung der Zellen nicht die direkte und hinreichende

Ursache der Dickenzunahme der Krallenplattenepidermis sein. Diese scheint mir vielmehr in einer Zellverlagerung zu bestehen, die sich infolge des hohen Seitendruckes in den unteren Lagen des Epithels vollzieht.

Betrachtet man nämlich die Kerne der basalen Cylinderzellen genauer (Fig. 25, Taf. 24), so findet man neben rundlichen bis ellip-tischen, die mit ihrem unteren Rande nahe an die kollagene Grenz-lamelle heranreichen, andere von abweichender Form und Lage. Diese anderen Kerne liegen höher als die benachbarten, ragen weiter in die äußeren Zellschichten hinein und sind an ihrem unteren Ende, das in der Zone der erst erwähnten, normalen Kerne liegt, auffallend verschmälert. Ich betrachte sie als die Kerne von Zellen, die im Begriff sind, aus ihrer Schicht in eine darüber ge-legene auszutreten. Infolge von Zellteilungen mit horizontal gelagerter Spindel in der basalen Cylinderzellenschicht hat der Seitendruck in dieser Schicht eine Höhe erreicht, daß einzelne Zellen aus dem Verband herausgedrängt werden und nach Stellen geringeren Seiten-druckes ausweichen. Solche Stellen bieten aber die höheren Schichten dar, in denen wie schon aus der abgeplatteten Form der Zellen hervorgeht, der Druck senkrecht zum Epithel überwiegt. Soweit die Zellen noch dem höheren Seitendruck unterliegen, d. h. in ihrem basalen Teil, werden ihre Kerne stark zusammengedrückt. Der obere Teil der Kerne dagegen wird gerade entgegengesetzt vom Flächendruck zusammengepreßt. Daß solche Zellbewegungen in Epithelien möglich sind, zeigt die insbesondere von OPPEL (1914) am Explantat studierte „aktive Epithelbewegung“, bei der ein viel-schichtiges Epithel niedrig, einschichtig werden kann, indem es (ohne Mitosen) sich in seiner ganzen Masse vorwärtsbewegt, um einen Epitheldefekt zu überkleiden. Die beschriebene Zellverlage-rung erklärt eine Dickenzunahme der Epidermis bei horizontal ge-stellten Teilungsspindeln.

Die distalwärts gerichtete Verschiebung der gebildeten Zellen-massen ist auf diesem Stadium noch nicht deutlich; sie wird erst dann sicher nachweisbar, wenn die Krallenspitze frei über die Ma-trix vorragt. Aber schon an dieser Stelle sei bemerkt, daß sie ihre Ursache in dem von BOAS (1894) erörterten Verhalten fester Horn-massen findet, die eine zugespitzte kegelförmige Unterlage bekleiden: falls der zuerst gebildete Hornmantel nicht gesprengt werden soll, muß er abgehoben und distal verschoben werden, um dem neu-gebildeten Horn Raum zu geben (vgl. Textfig. B bei BOAS). Die

Vorwärtsbewegung der gebildeten Zellenmassen ist also zunächst ganz unabhängig von der Richtung der Zellteilungen.

Was die Verteilung der Mitosen angeht, so finden sie sich in der Ausdehnung der ganzen Krallenplattenanlage, obwohl sie schon jetzt ihren proximalen Teil, die spätere Matrix, zu bevorzugen scheinen. Auf diesem Stadium ist also noch das gesamte Stratum Malpighii der Krallenplattenanlage fertil.

Schließlich sei noch erwähnt, daß schon auf diesem Stadium Melanophoren vorhanden sind; sie liegen in der Epidermis und zwar meist in der basalen Cylinderzellenlage, selten in höheren Schichten. Sie enthalten nur wenig Melaninkörnchen und besitzen schwach entwickelte Ausläufer. Vereinzelte Pigmentkörnchen findet man schon zwischen den Epithelzellen der höher gelegenen Schichten. Da die Entwicklung der Melanophoren Gegenstand einer späteren Studie werden soll, gehe ich hier nicht näher darauf ein.

Ein Vergleich zwischen der Differenzierung der gewöhnlichen Epidermis mit der der Krallenplattenanlage zeigt, daß die Entwicklung der Krallen derjenigen der übrigen Epidermis vorausseilt. THOMS (1896, p. 59) hat anlässlich der Untersuchung der Klauenentwicklung beim Schwein Erwägungen darüber angestellt, warum gerade an den Extremitätenspitzen das Wachstum der Epidermis stärker einsetzt. Da diese Frage ebensogut für die Eidechsenkrallen aufgeworfen werden kann, seien THOMS' Argumente mutatis mutandis kurz angeführt. Die Schnelligkeit des Wachstums der embryonalen Epidermis hängt von der Menge des durch die Cutis zugeführten Ernährungsmaterials ab. Nun ist an sich die Blutversorgung in den Zehenspitzen besonders stark durch die gute Entwicklung der Gefäße. Das zugeführte Blut dient natürlich nicht allein zur Ernährung der Epidermis, sondern auch der Cutis und den von ihr eingeschlossenen Teilen, Knochen, Sehnen usw. Da aber Menge und Umfang der von der Epidermis umschlossenen Gewebsmassen nach dem zugespitzten Zehenende hin immer mehr abnimmt, so werden die Ernährungsbedingungen für die Epidermis zur Zehenspitze hin immer günstiger.

Anlage der oberen Krallenplatte.

Aus dem vorstehend geschilderten, vielschichtigen, aber noch indifferenten Epithel der Krallenplattenanlage bildet sich zunächst die obere Krallenplatte heraus, deren Entwicklung wir eben-

falls an *Draco*-Embryonen (vom Alter B) und *Calotes*-Embryonen (von 5,5 cm) untersuchen wollen.

Zur allgemeinen Orientierung über die Entwicklung der Zehenspitze in diesem Stadium sei auf die schon besprochenen Figg. 2 u. 8, Taf. 23 in betreff der äußeren Formverhältnisse und ferner auf die Längsschnitte Fig. 28, Taf. 24 u. Fig. 37, Taf. 25 verwiesen. Die Endphalange (*E*) ist gut entwickelt und reicht mit ihrer Spitze bis dicht ans Epithel heran. An ihrem proximalen Ende bildet sich die Gelenkfläche heraus. Ihre Verknöcherung hat noch nicht eingesetzt. Das die Endphalange umhüllende Bindegewebe ist in zwei Lagen gesondert, eine unter dem Epithel gelegene mit rundlichen Kernen und eine der Phalange anliegende Schicht mit abgeplatteten Kernen. Die Strecksehne (*S*) und die Beugesehne (*S*₁) heben sich deutlich von ihrer Umgebung ab und lassen sich fast bis zu ihrer Ansatzstelle an der knorpeligen Endphalange verfolgen. Das gewöhnliche Epithel der Zehe hat sich noch nicht weiter entwickelt; es besteht wie früher aus einer basalen Zellenlage und einer äußeren Schicht abgeplatteter Zellen.

Im Gegensatz dazu hat die Anlage der Krallenplatte bedeutend an Zahl der Schichten zugenommen. Gleichzeitig damit tritt eine histologische Differenzierung der Schichten hervor, die wir zunächst ins Auge fassen wollen.

Schon bei schwachen Vergrößerungen hebt sich eine dünne, äußere, helle Schicht (*fH*, Fig. 28, Taf. 24) von einer darunter gelegenen, stark durch Eisenhämatoxylin geschwärzten ab, auf die nach innen das Stratum Malpighii folgt. Die äußere helle Schicht, die nach der Krallenspitze hin etwas an Stärke zunimmt, ist die fötale Hornschicht, das embryonale Stratum corneum (nach MAURER's Bezeichnung, die auch wir beibehalten). Wie bei der Entwicklung der gewöhnlichen Epidermis der Ausbildung der ersten Epidermisgeneration mitsamt ihrem Oberhäutchen die Anlage einer embryonalen Hornschicht vorausgeht, die kurz vor dem Ausschlüpfen aus dem Ei abgeworfen wird, so kommt es auch über den Hornmassen der Kralle zur Differenzierung eines embryonalen Stratum corneum. Nur fehlt, wie schon früher betont (s. S. 410), der Kralle ein Oberhäutchen, das in der gewöhnlichen Epidermis zum erstenmal auf der Grenze von fötaler Hornschicht und erster Epidermisgeneration auftritt, eine Einrichtung, die mit der Häutung zusammenhängt und beim Fehlen der Häutung an den Krallen überflüssig wird.

Die fötale Hornschicht der Krallenplatte besteht aus 2—3 Lagen

flacher Zellen, die aus den oberflächlichsten Lagen der abgeplatteten Zellen des vorausgegangenen Stadiums sich entwickelt haben. Die geringe Färbbarkeit ihrer Wände spricht für schwache Verhornung (*fH*, Fig. 29 u. 31, Taf. 24). Die Kerne der Zellen sind chromatinarm, zeigen aber den Nucleolus gewöhnlich deutlich erhalten. Zellbrücken zwischen benachbarten Elementen lassen sich nicht mehr nachweisen.

Die feineren Verhältnisse der auf die fötale Hornschicht nach innen folgenden eigentlichen Krallenplatte betrachten wir zunächst an einer proximalen Stelle, an der die Krallenplatte noch ziemlich dünn ist und Stratum Malpighii und Hornschicht allmählich ineinander übergehen (Fig. 29, Taf. 24). Das Stratum Malpighii (*StrM*) umfaßt die basalen Cylinderzellen und mehrere Schichten schwer voneinander abgrenzbarer, abgeflachter Zellen. Die Kerne der basalen Cylinderzellen sind chromatinreich, mit 1—2 Nucleolen versehen. Diejenigen der abgeplatteten Zellen treten in Chromatolyse ein; das chromatische Kerngerüst verschwindet allmählich, so daß die Nucleolen immer auffallender hervortreten. Zwischen den basalen Cylinderzellen liegen große Melanophoren (*M*), die ihre verästelten Ausläufer in die Zellücken entsenden und an die äußeren Zellenlagen Pigment abgeben.

Das in Bildung begriffene Horn der Krallenplatte setzt sich, wie ein Vergleich von Längs- und Querschnitt ergibt (Fig. 29 u. 30a—c, Taf. 24), aus abgeplatteten, in der Längsrichtung der Krallen gestreckten Zellen zusammen, die sich Spindeln mit zwei scharfen Längskanten vergleichen lassen. (In dieser Gegend erscheinen sie im Längsschnitt nicht ganz geradlinig, sondern leicht gewellt begrenzt; mehr distal gleichen sich diese Unebenheiten aus; vgl. Fig. 31, Taf. 24.) Stellt man auf eine genau längs getroffene Hornzelle ein (Fig. 30b, Taf. 24), so scheint ihre Wand aus einer dünnen, stark gefärbten, einheitlichen Membran zu bestehen. Bei flach angeschnittenen Zellen dagegen (Fig. 30c, Taf. 24) löst sich dieser Mantel in eine große Zahl von Fibrillen, in Verhornung begriffene Plasmafasern, auf, die leicht geschlängelt nebeneinander verlaufen. Durch ihre Gegenwart sind in manchen Schnitten große Strecken der Hornschicht fibrillär gebaut. Die Fibrillen scheinen vollkommen isoliert nebeneinander zu verlaufen. Da ich aber für die verhornten Zellen der gewöhnlichen Epidermis nachgewiesen habe (*Anguis*, W. J. SCHMIDT, 1914, p. 26), daß der Hornmantel der Zelle ein engmaschiges Netz von Plasmafasern darstellt, wäre es

nicht ganz ausgeschlossen, daß zarte Querverbindungen zwischen den Fibrillen beständen, somit in den Hornzellen der Kralle die Plasmafasern ein Netz mit langgestreckten Maschen und einer kräftigeren Ausbildung der Fäden in der Längsrichtung der Maschen darstellten. Auf dem Querschnitt der Zellen (Fig. 30a, Taf. 24) machen sich die verhornten Plasmafasern als Punkte bemerkbar, welche die Peripherie der Zelle einsäumen. Diese Punkte sind keinesfalls zu verwechseln mit den punktförmigen Zellbrücken, die in der ersten Periode der Entwicklung zwischen den Zellen sichtbar waren (vgl. S. 443). Im Gegensatz zu diesen Brückenkörnern treten die hier erwähnten schwarzen Punkte an der Grenze zweier Zellen in doppelter Reihe auf (Fig. 30a, Taf. 24). Die verhornenden Zellen sind durch feine Zelllücken voneinander geschieden (Fig. 29, Taf. 24); indessen konnte ich diese Interzellularen durchsetzende Brücken (die jener einfachen Punktreihe des früheren Entwicklungsstadiums entsprechen würden) nicht mehr feststellen.

Im Innern der Hornzellen hat sich das Plasma vielfach von dem chromatinarmen, mit Nucleolus versehenen Kern (durch Fixationswirkung?) zurückgezogen, so daß dieser in einer „Kernhöhle“ liegt. An Querschnitten der verhornenden Zellen, allerdings nur bei *Calotes*, habe ich Andeutungen von Plasmafasern gesehen, die das vom Hornmantel der Zelle umschlossene Plasma durchsetzten. Sollte diese Beobachtung zutreffen, so würden auch in diesem Punkte die Hornzellen der Kralle sich gleich denen gewöhnlicher Epidermis verhalten, indem der aus derberen Plasmafibrillen gebildete Hornmantel der Zelle mit zarteren, das Endoplasma der Zelle durchziehenden Plasmafasern zusammenhängt (vgl. W. J. SCHMIDT, 1913, p. 397; 1914, p. 25—26).

Wenn auch der feinere Bau der histologischen Elemente in der Anlage der oberen Krallenplatte überall wesentlich der gleiche bleibt wie an der besprochenen dünnen proximalen Stelle, so ändert sich doch ihre Anordnung nach der Krallenspitze zu in charakteristischer Weise. Es tritt nämlich auf diesem Stadium eine Gliederung des Stratum Malpighii in einen fertilen und einen (in bezug auf die obere Krallenplatte) sterilen Abschnitt ein. Während in der ersten Periode der Krallenentwicklung die Schichtenvermehrung des Epithels auf Grund der Tätigkeit der gesamten Keimschicht der Krallenanlage erfolgt, wird nunmehr der größere proximale Abschnitt des Stratum Malpighii zur Matrix der oberen Krallenplatte; der kleinere distale Abschnitt (aus dem später die untere Krallenplatte

hervorgeht) wird allmählich steril. Diese Differenzierung der Keimschicht macht sich in ihr selbst und auch in ihren Beziehungen zur Hornschicht geltend und zwar in folgender Weise.

Überschaut man die Keimschicht insgesamt, so fällt bei stärkeren Vergrößerungen (Fig. 41, Taf. 25) eine Stelle auf, deren Kerne unregelmäßig gelagert und meist auch geschrumpft sind. Der Beginn dieser als Übergangsgebiet (\ddot{U}) bezeichneten Partie gibt die Grenze zwischen proximaler Matrix (pM) und distaler Matrix (dM) an. [Das Übergangsgebiet selbst ist also noch der distalen Matrix einzurechnen (s. S. 453).] Die Stellung der Kerne und somit auch der Zellen in der basalen Cylinderzellenschicht der proximalen Matrix ändert sich folgendermaßen. Zunächst sind sie wie in einem normalen Epithel senkrecht zur unteren Grenzlinie der Epidermis (der kollagenen Grenzlamelle) gerichtet (Fig. 29, Taf. 24). Weiter nach vorn neigt sich die lange Achse der Kerne so, daß ihr oberes Ende von der Krallenspitze hinwegweist (Fig. 31, Taf. 24), und diese Neigung nimmt bis zum Beginn der Übergangsgebietes zu, so daß die Kerne schließlich auffallend schräg zur kollagenen Grenzlamelle stehen (Fig. 41, Taf. 25). Dann folgt das schon erwähnte Übergangsgebiet mit regellos gelagerten Kernen, und schließlich kehrt sich in der distalen Matrix die Neigungsrichtung der Kerne um, worauf später näher einzugehen ist. Vielleicht wird die wechselnde Stellung der basalen Cylinderzellen, die für das Wachstum der Kralle von Bedeutung ist (s. S. 455), durch den Zug an die kollagene Grenzlamelle ansetzender Bindegewebsfasern bedingt.

Im Bereich der proximalen Matrix sind die Zellen der Keimschicht durch intermediäre Zellen von den verhornten Massen getrennt, über der distalen Matrix dagegen stoßen Hornzellen und Stratum Malpighii unvermittelt aneinander (Fig. 31, Taf. 24; Fig. 41, Taf. 25), was in gleicher Weise wie bei der erwachsenen Kralle (s. S. 390) zu erklären ist. Wie dort nimmt auch hier die Dicke der oberen Krallenplatte zu, solange sie sich über ihrer Matrix befindet.

Mit dem Vorwärtsschieben der von der proximalen Matrix gelieferten Hornmassen tritt eine Änderung in der Stellung der Hornzellen der inneren Lagen ein, die für die spätere Verbindung von oberer und unterer Krallenplatte von Wichtigkeit ist. Im proximalen Teil der Anlage der oberen Krallenplatte liegen die gebildeten Hornzellen wie in gewöhnlicher Epidermis mit ihrer Abplattungsfläche der Oberfläche der Epidermis parallel (Fig. 29, Taf. 24).

Mehr nach vorn zu behalten nur die äußersten Zellen diese Orientierung bei; die inneren Hornzellen dagegen und noch mehr die Zellen der intermediären Schicht neigen sich mit ihrer zur Krallenspitze hinzeigenden Seite immer stärker gegen das Stratum Malpighii (Fig. 31, Taf. 24). Dies führt schließlich so weit, daß die innersten der Hornzellen über dem zurzeit sterilen Abschnitt des Stratum Malpighii etwa unter einem Winkel von 45° mit ihrem zugeschärften Vorderrand auf die Grenze des Stratum Malpighii stoßen (Fig. 32, Taf. 24 u. 41, Taf. 25). Dieser Zustand ist in dem betreffenden Stadium von *Calotes* (Fig. 32, Taf. 24) im Entstehen begriffen, bei *Draco* schon weiter vorgeschritten (Fig. 41, Taf. 24). So dringen dann die innersten Zellen der oberen Krallenplatte mit ihrem zugeschärften Vorderrand tief in die distale Matrix der unteren Krallenplatte ein. Dabei weichen sie auseinander und nehmen ihrerseits Zellen der distalen Matrix zwischen sich auf (Fig. 32, Taf. 24). In dieser Weise kommt das zickzackartige Ineinandergreifen von oberer und unterer Krallenplatte im Längsschnittbilde zustande, die Bedingung für die innige Vereinigung beider Krallenplatten. Ehe wir darauf eingehen, wollen wir unsere bisherigen Beobachtungen am Längsschnitt durch den Vergleich an Querschnittsbildern ergänzen.

Dieselben sind bei *Draco* und *Calotes* so ähnlich, daß ich mich in den Abbildungen auf *Draco* beschränkt habe. Die Querschnitte Fig. 33—36, Taf. 24 liegen in der Gegend von α , β , γ , δ am Längsschnitt (Fig. 28, Taf. 24). Sie gewähren nicht die Übersichtlichkeit der Längsschnittbilder, weil die langgestreckten verhornten Zellen nicht überall quer getroffen sind, sondern bei der Krümmung der Kralle nach vorn zu allmählich im Flächenschnitt erscheinen. Dazu kommt noch, daß die inneren Lagen der Hornzellen, wie vorhin auseinander gesetzt, eine stärkere Krümmung aufweisen als die äußeren, daher nicht einmal auf dem gleichen Schnitt das Bild der Hornzellen überall das gleiche bleibt. Alles das ist bei der Analyse der Querschnittsbilder zu berücksichtigen.

Schnitt durch die Zehe nahe der Krallenbasis (Fig. 33, Taf. 24), von annähernd elliptischem Umriß, lassen im Stratum Malpighii der Krallenplatte zahlreiche Melanophoren zwischen den basalen Cylinderzellen erkennen. Auch die intermediäre Schicht in Verhornung begriffener Zellen, die den fertilen Charakter dieser Gegend der Keimschicht angibt, zeichnet sich durch den Reichtum an Melaninkörnchen aus. Die Hornschicht ist noch ziemlich dünn, umfaßt nur den Krallenrücken, während die Seiten der Krallenplatte noch aus

indifferentem Epithel bestehen. Mehr nach vorn (Fig. 34, Taf. 24) setzt sich die Krallenplatte als oberer, verschmälertes Teil von der unteren die Phalange umschließenden Partie der Zehe ab. Bemerkenswert sei, daß hier schon die Anlage der Krallenrinne (s. S. 403) angedeutet ist und im Zusammenhang damit eine konzentrische Anordnung der Kerne im Stratum Malpighii sich auszubilden beginnt. Im Spitzenabschnitt der Krallenplatte setzt sich das Horn in diesem zurzeit sterilen Gebiet schärfer vom Stratum Malpighii ab (Fig. 35 u. 36, Taf. 24).

Anlage der unteren Krallenplatte.

Während in der zweiten Periode der Krallenplattenentwicklung im wesentlichen die obere Krallenplatte fertiggestellt wird, bestimmt die Entwicklung der unteren Krallenplatte das Bild der dritten Periode. Wie schon mehrfach im Vorhergehenden erwähnt, stellt der distale Abschnitt des Stratum Malpighii die Matrix der unteren Krallenplatte dar; er tritt, nachdem er sich in der zweiten Periode steril verhalten hat, wieder in Tätigkeit und liefert von der Krallenspitze rückwärts schreitend die untere Krallenplatte.

Einige Stufen dieses Werdeganges der unteren Krallenplatte zeigen Fig. 38—40, Taf. 25 von *Calotes* bzw. *Draco*. Anfangs stellt die untere Krallenplatte eine unscheinbare Hornmasse dar, die unter der oberen Krallenplatte und zwar am äußersten Ende der Krallenspitze gelegen ist und deren Zellen unter spitzem Winkel gegen die Achsenzellen der oberen Krallenplatte anstoßen (Fig. 38, Taf. 25). Diese Hornmasse dehnt sich langsam gegen ihre Matrix, also nach unten hin, aus. Dabei kommt es allmählich zum Schwund desjenigen Teiles der Matrix, der dieses erste Stückchen der unteren Krallenplatte geliefert hat (Fig. 39, Taf. 25). So wird zuerst die Krallenspitze in ihrer Ausbildung vollendet. Darauf schreitet das Wachstum der unteren Krallenplatte proximal fort, indem jetzt mehr rückwärts gelegene Teile der distalen Matrix die Lieferung der Hornmassen übernehmen (Fig. 40, Taf. 25). Diese Rückwärtsverlagerung des tätigen Teiles der distalen Matrix geht solange vor sich, bis der funktionierende Abschnitt an die proximale Matrix der oberen Krallenplatte anstößt und damit der beim Erwachsenen vorhandene Zustand erreicht ist. Der ganze davor gelegene Teil der distalen Matrix ist alsdann verödet und dient einzig als Gleitfläche für die nach vorn geschobenen Hornmassen. Da während der Anlage der

unteren Krallenplatte die obere im Wachstum fortführt und auch das Horn der unteren Krallenplatte vorwärts geschoben wird, rückt die Krallenspitze über das Ende der Phalange hinaus und dringt immer tiefer ins Polster ein.

Zusammenfassend läßt sich die Art des Wachstums der unteren Krallenplatte so beschreiben, daß eine Produktionswelle die distale Matrix von der Krallenspitze beginnend nach hinten durchläuft und die Bildung von Horn veranlaßt. Das von ihr durchlaufene Gebiet der Matrix verödet und zwar für immer, wird zum sterilen Abschnitt des Rete Malpighii beim Erwachsenen; das noch zu durchlaufende ist das schon früher genannte „Übergangsgebiet“. Ist die Produktionswelle an der proximalen Matrix angelangt, so macht sie hier Halt und repräsentiert die bleibende Matrix der unteren Krallenplatte.

Die feineren histologischen Vorgänge wollen wir zunächst wieder bei *Draco* und *Calotes* verfolgen. Wir beginnen mit der Betrachtung der distalen Matrix am Ende der zweiten Periode (Fig. 32, Taf. 24 u. Fig. 41, Taf. 25). Im Gegensatz zur proximalen Matrix ist die Schichtung des Stratum Malpighii hier sehr undeutlich, weil die Zellgrenzen kaum festzustellen sind, bevor die Hornbildung beginnt. Die basale Zellenreihe ist einigermaßen kenntlich; ihre Kerne sind aber nicht so lang gestreckt wie in dem übrigen Teil des Stratum Malpighii. Über ihnen folgen mehrere Reihen rundlicher oder nur wenig abgeplatteter Kerne, deren regelmäßige Lagerung durch das Eindringen der Hornzellen der oberen Krallenplatte gestört ist. Wie schon hervorgehoben, sind sie im Übergangsgebiet größtenteils geschrumpft und liegen, schüsselförmig zusammengedrückt, am Rand der rundlichen, früher von ihnen eingenommenen, jetzt leeren Räume. Diese an allen Präparaten in gleicher Weise zu beobachtende Schrumpfung des Übergangsgebietes weist darauf hin, daß dieses Gewebe im Leben sehr wasserreich und weich ist, und läßt sich wohl dadurch erklären, daß diese weiche Gewebsmasse allseits von festeren nicht schrumpfungsfähigen Bestandteilen umgeben ist. Sobald und soweit die Produktion von Horn in der distalen Matrix beginnt, fallen diese Schrumpfungerscheinungen fort.

In die so beschaffene Matrix dringen die Achsenzellen der oberen Krallenplatte schräg nach vorn ein (s. S. 451), so daß diese mit gesägtem Rand gegen die distale Matrix abschließt (Fig. 32, Taf. 24). Dadurch kommen einzelne Zellen aus den oberen Schichten der distalen Matrix zwischen die auseinanderweichenden Zellen der

oberen Krallenplatte zu liegen, andere stoßen nur daran an. So bildet sich die Beziehung zwischen den Achsenzellen beider Krallenplatten aus, die in der Zickzacklinie der Achse beim Erwachsenen zum Ausdruck kommt.

Sobald dieser Zustand erreicht ist, beginnen diejenigen Zellen der distalen Matrix, die in die obere Krallenplatte eingedrungen oder an sie anstoßen, zu verhornen (*uKp*, Fig. 41, Taf. 25). Mit dem Einsetzen der Keratinisierung wird die Abgrenzung der Zellen gegeneinander deutlicher, und es läßt sich jetzt feststellen, daß im allgemeinen die oberen Schichten der Matrix im Spitzenabschnitt der Kralle aus Elementen von gleicher Form wie in der oberen Krallenplatte bestehen. Diese Hornzellen der unteren Krallenplatte stoßen unter spitzem Winkel auf die obere Krallenplatte und ragen andererseits tief in ihre eigene Matrix hinein. Ihre Orientierung und Form prägt sich auch in der Lage und Gestalt der Kerne aus. Allmählich verhornen auch die tiefer gelegenen, an die Achsenzellen der unteren Krallenplatte angrenzenden oder zwischen sie hineinragenden Zellen, und schließlich bleibt im Spitzenteil der Kralle nur die basale Zellenlage übrig.

Der eben beschriebene Vorgang schreitet nun ständig nach rückwärts fort: immer betrifft zuerst die Verhornung die mit der oberen Krallenplatte in Berührung stehenden Zellen, dann die mehr basal gelegenen der distalen Matrix (Fig. 42, Taf. 25). Die schon fertig gestellten Teile der unteren Krallenplatte verhornen inzwischen immer mehr, wenn auch das Horn der unteren Krallenplatte sich noch lange von dem früher gebildeten der oberen, durch schwächere Färbbarkeit unterscheidet. Mit der zunehmenden Verhornung werden die Zellen mehr abgeplattet, ihre Grenzen und ihre Kerne schwerer kenntlich. Das gilt auch für die Zellen der oberen Krallenplatte, deren Verhornungsprozeß zur Zeit der ersten Anlage der unteren Krallenplatte (Fig. 41, Taf. 25) noch nicht abgeschlossen war. Im Spitzenabschnitt der Kralle, in dem der Verhornungsprozeß in beiden Krallenplatten am weitesten gediehen ist, verwischt sich nun die Zickzacklinie der in der Achse aufeinander stoßenden Zellen.

Fig. 42, Taf. 25 zeigt die untere Krallenplatte (*uKp*) schon in beträchtlichem Umfang vorhanden (der äußerste Teil der Spitze der Kralle ist abgesplittert) und gibt ein übersichtliches Bild davon, wie die Anlage der unteren Krallenplatte von der Spitze nach rückwärts fortschreitet. In Fig. 43, Taf. 25 ist die Entwicklung der unteren Krallenplatte vollendet. Die distale Matrix (*dM*) stößt hier

unmittelbar an die proximale Matrix (pM) an, und damit ist das Übergangsgebiet verschwunden. Der gesamte Teil der distalen Matrix, der vor dem jetzt funktionierenden Abschnitt liegt, hat mit der Lieferung der Hornmasse für immer seine Tätigkeit abgeschlossen und ist zum sterilen Gebiet (stG) geworden. Nur die basalen Zellen desselben sind neben den Hornmassen übrig geblieben.

Jetzt versteht man auch die Bedeutung der verschiedenen Orientierung der basalen Zellen in proximaler und distaler Matrix (s. S. 450), die sich dort, wo beide berühren, in schroffer Weise bemerkbar macht. Durch diese Anordnung wird erreicht, daß trotz des unmittelbaren Aneinanderstoßens beider Matrices die von ihnen erzeugten Hornmassen verschieden gerichtete Schichtung besitzen. Die schräg nach hinten gerichteten basalen Zellen des vorderen Abschnittes der proximalen Matrix bedingen, daß die hier gebildeten Hornzellen sich den über ihnen lagernden Hornmassen der oberen Krallenplatte anschließen, während die umgekehrt geneigten Zellen der distalen Matrix von vornherein den von ihnen gelieferten Elementen die für die Zellen der unteren Krallenplatte charakteristische Neigung geben. Indem nun beide Matrices gleichzeitig tätig sind, treffen die von ihnen stammenden Zellen am Beginn der Achse unter dem durch ihre verschiedene Schichtung bedingten Winkel zusammen (Fig. 43, Taf. 25). Dabei werden die Achsenzellen der oberen Krallenplatte von dem vordersten Teil der proximalen Matrix geliefert (Genauerer hierüber s. S. 460).

Es erübrigen noch einige Worte zur feineren histologischen Beschaffenheit der Hornzellen auf diesem Stadium. Wie auf den früheren Entwicklungszuständen ist auch jetzt der fibrilläre Bau der Hornschicht sowohl in oberer wie unterer Krallenplatte deutlich. Die Fibrillen treten in den verhornenden Zellen der unteren Krallenplatte (Fig. 41 u. 42, Taf. 25) anfangs als zarte, schwach gefärbte Fäserchen auf, die in der Längsrichtung der Zelle parallel zueinander geordnet sind. Mit der fortschreitenden Verhornung nimmt ihre Färbbarkeit mit Eisenhämatoxylin zunächst zu; bei vollendeter Keratinisation verringert sie sich, wie in den äußersten Lagen der oberen Krallenplatte (Fig. 43, Taf. 25) zu sehen ist.

Besonders schön konnte ich den fibrillären Bau der Krallenplatte auf diesem Stadium bei *Lacerta agilis* beobachten. Fig. 52, Taf. 26 gibt nur die Achsenzellen der oberen und unteren Krallenplatte wieder und läßt deren charakteristische Lagerung

trefflich hervortreten. Die Achsenzellen der oberen Krallenplatte (*oAz*) erscheinen im ganzen dunkler durch die kräftig gefärbten und dicht aufeinander gepreßten verhornten Plasmafasern, die stellenweise schon undeutlich zu werden beginnen. In den unteren Achsenzellen (*uAz*) sind die Plasmafasern noch schwächer gefärbt und besser einzeln zu verfolgen. Untersucht man die Zellen der oberen und unteren Krallenplatte am Querschnitt (Fig. 53, Taf. 26), so fällt gegenüber früheren Stadien von *Draco* und *Calotes* vor allem auf, daß die verhornten Plasmafasern nicht nur die Peripherie der Zelle einnehmen, also einen Hornmantel der Zelle darstellen, sondern daß ihre punktförmigen Querschnitte gleichmäßig und nahe beieinander über den ganzen Zellraum verteilt sind. Bei den entsprechenden Stadien von *Calotes* und *Draco* habe ich mich nicht mit derselben Sicherheit von dieser Tatsache an Querschnitten überzeugen können; indessen müssen auch hier auf späteren Stadien der Verhornung im Innern der Zelle weitere verhornte Plasmafasern auftreten, da wir sie beim Erwachsenen nachweisen konnten (vgl. S. 412). Schon bei *Geckolepis* (W. J. SCHMIDT, 1913, p. 450) war ich zu dem Ergebnis gekommen, daß die Hauptmasse der Kralle aus den verhornten Plasmafasern besteht.

Was die Verbindung der Zellen untereinander angeht, so habe ich nur an dem erwähnten Präparat von *Lacerta agilis* (Fig. 52, Taf. 26) Andeutungen von Interellularbrücken zwischen den in Verhornung begriffenen Zellen gesehen. Speziell in der unteren Krallenplatte erschienen die Zellen teilweise von schwarzen Linien begrenzt, die bei sehr starken Vergrößerungen sich in Reihen von Punkten auflösten, denen die Bedeutung von Brückenkörnern zukommt. Auch dort, wo obere und untere Achsenzellen in zackiger Linie zusammentreffen, waren die schwarzen Grenzlinien stellenweise kenntlich, wenn sie sich auch nicht so deutlich als Punktreihen unterscheiden ließen. Ihr Vorhandensein weist darauf hin, daß obere und untere Achsenzellen durch Zellbrücken miteinander in Verbindung stehen. Bei den Geckoniden, vor allem bei *Geckolepis*, waren die Bilder deutlicher, und dort (s. S. 461) sollen die hier berührten Verhältnisse nochmals besprochen werden.

Die an den Längsschnitten gewonnenen Ergebnisse verlangen noch eine Ergänzung durch den Vergleich mit Querschnittsbildern. Bei der Durchsicht einer Querschnittserie (Figg. 44—50, Taf. 26, deren Lage am Längsschnitt Fig. 40, Taf. 25 mit $\alpha-\eta$ bezeichnet ist) fällt zunächst auf, daß die Krallenseiten (*sKp*) gegen-

über dem vorausgegangenen Stadium eine beträchtliche Entwicklung erfahren haben und aus stark verhornten Zellen bestehen (Fig. 44, 45, 48, 49, Taf. 26). Da das Horn der Krallenseiten von der proximalen Matrix herrührt, kann man feststellen, daß an den mehr nach vorn gelegenen Durchschnitten der Kralle (Fig. 45, 48, 49, Taf. 26) die Hornmassen unvermittelt dem aus 1—2 Zellenlagen bestehenden seitlichen sterilen Rete der Krallenplatte aufliegen. Ferner lassen sich in den distal gelegenen Durchschnitten der Kralle (Fig. 45, Taf. 26) obere und untere Krallenplatte des Längsschnittes als obere, stark verhornte und untere, in Verhornung begriffene Hälfte des konzentrisch geschichteten Krallentrückens unterscheiden. Die konzentrische Schichtung ist in Fig. 45 eben in Ausbildung begriffen und tritt mehr nach der Krallenspitze zu immer stärker hervor (Fig. 48—50, Taf. 26). Das Zentrum der konzentrischen Schichtung entspricht der Achse des Krallentrückens. —

Bei den Geckoniden verläuft die Entwicklung der Krallenplatte wesentlich in gleicher Weise wie bei den Agamiden. Auch hier wird zunächst die obere Krallenplatte angelegt, und erst, nachdem diese eine gewisse Ausbildung erfahren hat, beginnt die Bildung der unteren Krallenplatte, wie bei den besprochenen Formen von der Krallenspitze nach rückwärts schreitend. Daher verzichte ich auf eine Darstellung der Entwicklungsvorgänge der ersten und zweiten Periode und berichte nur über die Vorgänge in der dritten Periode, die infolge der Entwicklung der den Geckoniden eigenen Krallenröhre Modifikationen gegenüber den beschriebenen Formen zeigt.

Die erste Anlage der unteren Krallenplatte und damit der Krallenröhre tritt bei *Ptychozoon* sehr frühzeitig auf (Fig. 58, Taf. 27), schon bei Embryonen von 3,5 cm Länge, deren obere Krallenplatte (*oKp*) nur schwach entwickelt ist. Bedeckt von der fötalen Hornschicht (*fH*), besteht die obere Krallenplatte aus den basalen Cylinderzellen und 3—4 Zellenlagen, die die zarte Streifung der verhornten Plasmafasern nur erst schwach erkennen lassen. Am distalen Ende der oberen Krallenplatte springt eine Gruppe der basalen Cylinderzellen (*bZ*) unvermittelt in das darunter gelegene Bindegewebe vor. Sie stellt die Matrix der unteren Krallenplatte dar. Der kleine von ihr und der oberen Krallenplatte umschlossene, von Bindegewebe erfüllte Raum ist die Anlage der Krallenröhre (*Kr*).

Die untere Krallenplatte besteht auf diesem Stadium nur

aus wenigen Zellen, die mit den benachbarten der oberen Krallenplatte auf einen Punkt, die spätere Krallenspitze (*Ks*), konvergieren. Das Vorspringen der Matrix der unteren Krallenplatte ins Bindegewebe, das Veranlassung zur Bildung der Krallenröhre gibt, ist eine Folge der starken Zellvermehrung im Stratum Malpighii an dieser Stelle. Da den von der Matrix der unteren Krallenplatte gelieferten Zellen kein Raum nach außen hin zur Verfügung steht, weil sie gegen die Hornmassen der oberen Krallenplatte stoßen, drängen sie die Matrix selbst ins Bindegewebe hinein.

Ptychozoon-Embryonen von 4,5 cm Länge (Fig. 59, Taf. 27) zeigen die Krallenspitzen nach jeder Richtung hin bedeutend weiter entwickelt. In den äußersten Zellen der oberen Krallenplatte (*oKp*), die stärker abgeflacht sind, treten die verhornenden Plasmafasern gut hervor. Die untere Krallenplatte (*uKp*) hat, soweit sie verhornt ist, ein Aussehen angenommen, das an die ersten Stadien ihrer Entwicklung bei *Draco* und *Calotes* erinnert. Sie besteht aus schlanken, von zarten Plasmafasern erfüllten Zellen, die unter spitzem Winkel gegen die obere Krallenplatte stoßen. (Die Zickzacklinie der Achse war infolge nicht exakt medianer Schnittführung nur undeutlich zu erkennen.) Die Matrix der unteren Krallenplatte (*MuKp*) hat sich schon etwas weiter proximal verlagert, und damit ist auch die Krallenröhre (*Kr*) in gleicher Richtung gewandert. Die von der Matrix gelieferten Zellen schließen sich nach vorne den schon verhornten Zellen der unteren Krallenplatte an. Auch macht sich hier die regelmäßige Anordnung der oberen Achsenzellen (*oAz*) bemerkbar, über die bei *Hemidactylus* genauer berichtet werden soll.

Bei *Hemidactylus* (Fig. 54, Taf. 27) sind obere und untere Krallenplatte schon mehr differenziert, wenn die Anlage der Krallenröhre sichtbar wird; infolgedessen gleichen die betreffenden Stadien zunächst mehr denen der Agamiden. Die obere Krallenplatte (*oKp*) weist bei Embryonen von 2,5 cm Länge im vorderen Teil schon mehrere Lagen abgeplatteter Zellen auf, deren äußerste dicht mit verhornten Plasmafasern erfüllt sind. Die im vorderen Teil der Matrix der oberen Krallenplatte unmittelbar auf die basalen Zellen folgenden Elemente besitzen außerordentliche Regelmäßigkeit in bezug auf Form und Lage; sie werden zu den oberen Achsenzellen (*oAz*). Insgesamt stellen diese Zellen eine Reihe dar, die sich von dem mit * bezeichneten Punkte bis zur Krallenspitze verfolgen läßt. Diese Reihe führt schrittweise die Umwandlung einer abge-

platteten Krallenzelle gewöhnlicher Form in die typisch gestaltete obere Achsenzelle vor Augen, eine Folge der Aufrichtung der Zellen. Soweit die basalen Cylinderzellen von unten her an diese Zellenreihe anstoßen, können sie keinen Zuschuß an Horn zur oberen Krallenplatte mehr liefern; denn mit der Ausbildung der Achsenzellen ist die obere Krallenplatte nach unten hin fertiggestellt.

Daraus folgt, daß die basale Zellenreihe von dem mit * bezeichneten Punkt an bis zur Krallenspitze sich der oberen Krallenplatte gegenüber steril verhält. Somit herrscht bei den Geckoniden das gleiche Verhalten wie bei den Agamiden: nachdem zuerst die gesamte Matrix Material zur oberen Krallenplatte geliefert hat, differenziert sie sich in zwei Abschnitte, einen proximalen (vom * an rückwärts), der fortfährt, das Horn der oberen Krallenplatte zu bilden, und einen distalen, der sich zeitweilig und streckenweise steril verhält. Der distale Abschnitt wird zur Matrix der unteren Krallenplatte, indem er, von der Krallenspitze rückschreitend, zu wuchern beginnt. Der Unterschied zwischen Agamiden und Geckoniden bei der Anlage der unteren Krallenplatte liegt vornehmlich darin, daß bei den Geckoniden die jeweils sterile Schicht des Stratum Malpighii nur aus den basalen Zellen besteht, also eine einfache Zellschicht darstellt, während bei den Agamiden das zeitweise sterile Gebiet schon mehrschichtig ist. Wie bei den Agamiden und Lacertiden liegen auch bei *Hemidactylus* proximale und distale Matrix annähernd in gerader Richtung hintereinander; erst später wird die distale Matrix bei der Entstehung der Krallenröhre winklig gegen die proximale abgelenkt.

Auf dem in Rede stehenden Stadium (Fig. 54 Taf. 27) ist der vordere Teil der distalen Matrix schon in Tätigkeit getreten, mehrschichtig geworden und hat ein kleines Stückchen unterer Krallenplatte (*uKp*) produziert, das aus schlanken, noch schwach verhornten Zellen besteht, die zum Teil als untere Achsenzellen (*uAz*) unter spitzem Winkel an die zackige Achsenlinie anstoßen. Die basale Grenzlinie des Epithels ist an der gewucherten Stelle ein wenig gegen das darunter gelegene Bindegewebe vorgedrungen. Diese geringfügige Vorwölbung bildet mit dem rückwärtig gelegenen Teil der distalen Matrix eine ganz schwach ausgerundete Bucht, die als erste Andeutung der Krallenröhre (*Kr*) zu betrachten ist. Wie man sieht, tritt bei *Hemidactylus* die Anlage der Krallenröhre später und zunächst auch weniger ausgeprägt in die Erscheinung als bei *Ptychozoon*.

Leider liegt mir von *Hemidactylus* nur noch ein Stadium von 3 cm Länge vor, bei dem die Entwicklung der unteren Krallenplatte (*uKp*) und der Krallenröhre (*Kr*) abgeschlossen und demnach der beim Erwachsenen vorhandene Zustand erreicht ist (Fig. 55, Taf. 27). Die betreffende Lücke wird aber einigermaßen durch das schon besprochene ältere Stadium von *Ptychozoon* ausgefüllt (Fig. 59, Taf. 27), so daß man eine Vorstellung gewinnen kann, wie die Bildung der unteren Krallenplatte weiter vor sich geht. Immer mehr proximal gelegene Teile der distalen Matrix treten in Tätigkeit, werden zunächst vielschichtig und verhornen dann. Schließlich stoßen distale und proximale Matrix in der Spitze der Krallenröhre zusammen. Die obere Hälfte der Krallenröhre gehört der proximalen, die untere der distalen Matrix an. Gerade so wie bei den Agamiden veröden die Teile der distalen Matrix, die ihre Aufgabe erfüllt haben. Mit dem Fortrücken der tätigen Teile der distalen Matrix ist auch eine Verlagerung der Krallenröhre verbunden, die immer mehr von der Krallenspitze abrückt und dabei an Größe zunimmt. Auf diesem Entwicklungszustand repräsentiert sie im Querschnitt eine seitlich zusammengedrückte, von Bindegewebe erfüllte Höhlung im Krallenrücken (*Kr*, Fig. 56, Taf. 27). Gleichzeitig vollzieht sich auch natürlich ein Vorwärtsschieben der gebildeten Hornmassen sowohl der oberen wie der unteren Krallenplatte, und damit dringt die Krallenspitze frei vorstoßend immer tiefer ins Polster hinein.

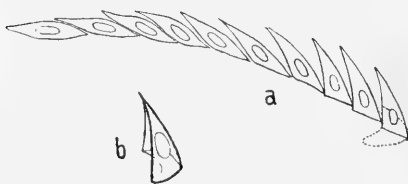


Fig. U. Schema im Anschluß an *Hemidactylus*. a Reihe der in Bildung begriffenen oberen Achsenzellen im medianen Längsschnitte; in die vorderste Zelle ist perspektivisch die Grundfläche der Zelle punktiert eingetragen. b eine einzelne Achsenzelle in seitlicher Ansicht, durchscheinend gedacht.

Noch schöner als auf dem jüngeren Stadium von *Hemidactylus* läßt sich beim älteren die Bildung der oberen Achsenzellen (*oAz*, Fig. 55, Taf. 27) verfolgen. Sie entstehen im vordersten Teil der proximalen Matrix als die unmittelbar über den basalen Zellen gelegenen Elemente und werden dann unter Veränderung ihrer Form nach vorn geschoben. Die Formveränderung ist bedingt durch das allmähliche Aufrichten der Zellen (Textfig. U). Die Achse ist zunächst geradlinig und nimmt erst mehr nach vorn zu durch das Eindringen der unteren Achsenzellen die Form einer Zickzack-

linie an. Im Spitzenabschnitt der Kralle, der am stärksten verhornt ist, wird die Achse undeutlich. Auch die unteren Achsenzellen (*uA₂*) lassen sich streckenweise sehr gut einzeln erkennen.

Fertigt man Horizontalschnitte durch die Kralle an (Fig. 57, Taf. 27) und vergleicht das Bild, das hier die Durchschnitte der oberen Achsenzellen geben, mit dem eben erörterten, dazu senkrecht orientierten Bild im Längsschnitt der Kralle, so ergibt sich eine recht komplizierte Form der Zellen, die sich einigermaßen mit einer Pflugschar vergleichen läßt (Textfig. U b). Beim Vorwärtsrücken werden nämlich die Zellen ineinander gepreßt und dadurch an ihrer der Krallenspitze zugekehrten Seite vorgewölbt, an der entgegengesetzten ausgehöhlt. So bietet die Grundfläche der oberen Achsenzellen (mit der sie gegen die unteren Achsenzellen anstoßen) etwa Halbmondform dar (Fig. 57, Taf. 27). In Textfig. U a ist an der vordersten der längsgeschnittenen Zellen die Grundfläche perspektivisch eingetragen, in b ein Schema der körperlichen Form einer oberen Achsenzelle gegeben; daraus dürfte wohl die eigenartige Gestalt der Zellen verständlich werden. Mit zunehmender Verhornung und Abplattung der Zellen wird die Pflugscharform immer weniger kenntlich.

Ich möchte an dieser Stelle noch einmal auf das unter starker Vergrößerung gezeichnete Bild der Krallenplatte eines älteren *Geckolopis*-Embryos verweisen, das ich in der kurzen Mitteilung über die Krallenentwicklung dieser Form gegeben habe (W. J. SCHMIDT, 1913, Textfig. V). Bei jenem Objekt war mit großer Deutlichkeit festzustellen, daß die in der Achse zusammenstoßenden oberen und unteren Achsenzellen durch punktförmige Brücken miteinander in Verbindung stehen. Auch zwischen den übrigen, in beginnender Verhornung begriffenen Zellen von oberer und unterer Krallenplatte waren bei *Geckolopis* punktförmige Brücken nachzuweisen. Bei dem in vorliegender Arbeit untersuchtem Material, speziell bei den Geckoniden, ließen die Präparate nichts von Interzellularbrücken zwischen den Achsenzellen der beiden Krallenplatten erkennen. Wenn man aber bedenkt, wie sehr verschieden die Eisenhämatoxylinfärbung ausfällt je nach dem Grade der Differenzierung, daß die Brücken nur bei kräftiger Tinktion sichtbar werden, bei schwächerer aber — die für den allgemeinen Aufbau der Kralle günstigen Bilder gibt — verschwinden, so kann es als sicher gelten, daß auch den hier untersuchten Formen

die gleichen Interellularstrukturen bei den verhornenden Zellen vorkommen.

Auch die Plasmafasern innerhalb der Zellen waren an den stärker differenzierten Präparaten der Geckoniden nicht so deutlich sichtbar wie bei den Agamiden und *Lacerta*. Was aber von ihnen zutage trat, läßt auf die gleiche Anordnung schließen wie bei jenen Formen. Insbesondere weisen die horizontal getroffenen Achsenzellen im ganzen Querschnitt der Zelle die verhornten Plasmafasern als feine Punkte auf (Fig. 57, Taf. 27) und bestätigen damit den bei *Lacerta* gemachten Befund (vgl. S. 456).

b) Krallensohle und Krallenpolster.

Krallensohle und -polster sind in ihrer Bildung nahe miteinander verknüpft, da sie aus der gleichen Matrix hervorgehen.

Wenn die Krallenplatte in die erste Periode ihrer Entwicklung eintritt, zeigt die spätere Sohle ähnliche Beschaffenheit wie jene; auf Längs- und Querschnitten durch das Zehenende von *Draco* (Ks, Fig. 22 u. 23, Taf. 24) läßt ihr Epithel die basale Cylinderzellschicht und 1—2 Reihen abgeplatteter, dünnwandiger Zellen erkennen. Wie bei der gewöhnlichen Epidermis springen auch hier die Kerne der obersten Zellenlage stellenweise schroff über die äußere Begrenzungslinie des Epithels vor. Gegen die Zehenspitze hin, wo Krallenplatte und Krallensohle im Längsschnitt ineinander übergehen (Fig. 22, Taf. 24), macht sich eine etwas stärkere Wucherung des Epithels, ein dichteres Beieinanderliegen der Kerne bemerkbar; es ist die erste Andeutung des künftigen Polsters (P).

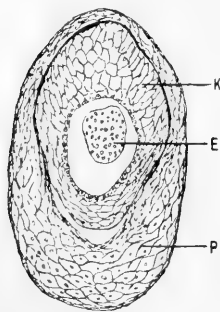


Fig. V.

Cyclodius gigas. Embryo von etwa 6 cm Länge. Querschnitt durch den vordern Teil der Kralle (K) mit Polster (P).

95 : 1.

E Endphalange.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung bildet das Epithel der Krallensohle gleich dem der Krallenplatte zunächst das fötale Stratum corneum durch Umwandlung seiner oberflächlichen Schichten, um dann aber einen ganz anderen Weg als die Krallenplatte einzuschlagen. Die fötale Hornschicht der Sohle tritt an Querschnitten (Fig. 36, Taf. 24) weniger gut hervor als an

Längsschnitten (*fH*, Fig. 28, Taf. 24; Fig. 37, Taf. 25; Fig. 54, Taf. 27). An beiden läßt sich ihr Zusammenhang mit dem fötalen Stratum corneum der Krallenplatte verfolgen, so daß die fötale Hornschicht eine dünne, die ganze Kralle umhüllende Schicht darstellt (Textfig. V). Über der Spitze der Krallenplatte nimmt die fötale Hornschicht vielfach etwas an Dicke zu (Fig. 28, Taf. 24 u. Fig. 38, 39, Taf. 25), verjüngt sich dann und überzieht Polster und eigentliche Sohle. Bisweilen färbt sich die fötale Hornschicht ziemlich stark (Fig. 54, Taf. 27) und ist dann besonders gut von den darunter gelegenen Zellenlagen abzugrenzen.

Während nun der proximale Teil der Krallensohle nach der Ausbildung der fötalen Hornschicht lange Zeit fast unverändert bleibt, nimmt die schon erwähnte Wucherung im distalen Teil immer mehr zu und wird dadurch zum schon mehrfach angeführten Krallenpolster, dessen Form und Ausdehnung bei den verschiedenen untersuchten Arten früher geschildert wurde (s. S. 434 f.).

Wie das Polster sich im Beginn seiner Entstehung darbietet, davon geben die jungen Stadien von *Hemidactylus* und *Ptychozoon* (Fig. 54 u. 58, Taf. 27) ein gutes Bild. Die unter dem fötalen Stratum corneum (*fH*) gelegenen, von der Matrix der Sohle gelieferten Zellen bieten bei *Ptychozoon* (Fig. 58, Taf. 27) das Aussehen eines gewöhnlichen vielschichtigen Epithels (*P*). Auf eine Lage basaler Cylinderzellen folgen mehrere Schichten zart begrenzter Zellen, die sich durch weniger gestreckte Form und Fehlen der fibrillären Streifung von den entsprechend gelegenen Elementen der Krallenplatte unterscheiden. Auf dem etwas späteren Zustand bei *Hemidactylus* (Fig. 54, Taf. 27) läßt sich der allmähliche Übergang des proximalen Teiles der Krallensohle (*Ks*) ins Polster (*P*) gut überschauen. Die basalen Cylinderzellen beginnen im Polster ihre regelmäßige Lagerung einzubüßen, die äußeren Zellenlagen sind zahlreicher und lassen keine bestimmte Ordnung mehr erkennen (die Abgrenzung der einzelnen Zellen war hier schwierig und wurde nicht in die Figur eingetragen).

Bei *Calotes* (Fig. 37, Taf. 25) und insbesondere bei *Draco* (Fig. 28, Taf. 24) sind Polster und proximaler Teil der Sohle schärfer voneinander abgesetzt. Hier lassen sich auch die Zellen besser abgrenzen (Fig. 36, Taf. 24 u. Fig. 37, Taf. 25). Es sind polygonale dünnwandige Elemente, über deren feineren Bau nach Beobachtungen an späteren Stadien berichtet werden soll. An dieser Stelle mag der Hinweis genügen, daß ihre Kerne im Gegensatz zu denen des fötalen Stratum

corneum sich, abgesehen von den scharf hervortretenden Nucleolen, kaum färben und zum Teil schon in Zerfall begriffen sind.

In der dritten Periode der Krallenplattenentwicklung setzt im proximalen Abschnitt der Sohle die Verhornung ein. Ich habe die Vorgänge bei *Draco* an Querschnitten genauer verfolgt (Fig. 45, Taf. 26). Während unter den seitlichen Teilen der Krallenplatte das sterile Stratum Malpighii aus einer oder höchstens zwei Zellschichten besteht, nimmt es nach der Sohle hin wieder an Dicke zu (*MKs*), stellt die Matrix der Krallensohle dar und gliedert sich in eine Reihe flacher, basaler Zellen und mehrere Reihen abgeplatteter, intermediärer Zellen. Nach außen von diesen folgt dann die von dieser Matrix gelieferte dünne Lage verhornter Zellen (*Ks*), die mit den verhornten Seiten der Krallenplatte (*sKp*) in Zusammenhang steht, und weiterhin das fötale Stratum corneum. Auf Längsschnitten erscheint die Form der Hornzellen gleich denen der Krallenplatte.

Geht man die Querschnittreihe weiter zur Spitze hin durch, so stellt man fest, das diese Bildung von Sohlenhorn nur auf eine kleine Strecke beschränkt ist. Vielmehr unterbleibt allmählich (Fig. 46, Taf. 26) die Verhornung in der Mitte der Sohle, und das Stratum Malpighii produziert an Stelle von Horn Polsterzellen (*P*), die sich nach außen vorbuchten. Noch weiter nach vorn (Fig. 47 u. 48, Taf. 26) wird die ganze Breite der Sohle von den Polsterzellen eingenommen, zwischen denen die unteren Ränder der Krallenseiten verjüngt endigen, wobei ihre verhornten Zellen etwas auseinanderweichen. Während diese Ränder anfangs noch, ihrer ursprünglichen Verbindung durch die Hornlamelle der Sohle entsprechend, nach innen einander zugekehrt sind, werden sie nunmehr durch die von der Matrix gelieferten, mächtig vorquellenden Polsterzellen auseinandergedrängt und folgen dem Außenrand des Polsters (Fig. 48 u. 49, Taf. 26), ein Verhalten, das sich bis zur Krallenspitze verfolgen läßt (Fig. 50, Taf. 26). So erscheinen sie als der freie Rand der Krallenseiten. Diese Querschnittsreihe (Fig. 45—50, Taf. 26) gibt zusammengehalten mit dem Längsschnitt (Fig. 40, Taf. 25) eine gute Vorstellung von der Form des Polsters bei *Draco* (und *Calotes*).

Erst auf späteren Stadien, wenn das Polster der Rückbildung anheimfällt, beginnt die Matrix der Sohle auch im vorderen Teil, unter dem Polster, Horn zu produzieren. In Fig. 56, Taf. 27 ist bei *Hemidactylus* schon die dünne Hornlamelle (*Ks*) zu sehen, welche die Matrix der Sohle vom Polster trennt.

An den älteren Stadien von *Calotes* (Embryonen von 7,5 cm,

Fig. 51, Taf. 26) gelang es mir, etwas tiefer in die feinere Histologie der Polsterzellen einzudringen. Die Wand der Polsterzellen wird aus einem ziemlich weitmaschigen Netz von Plasmafasern gebildet, das im flächenhaften Anschnitt der Zellen streckenweise zur Ansicht kommt, bei mitten durchschnittenen Zellen eine aus Punkten oder kurzen Strichen bestehende Umrahmung der Zellen darstellt, die den Querschnitten der Netzmaschen entspricht. Somit ähneln in diesem Punkte die Polsterzellen gewöhnlichen verhornten Epidermiszellen (vgl. W. J. SCHMIDT, 1914, p. 26), die auch ein peripheres, allerdings dichteres und grobfädigeres Netz verhornter Plasmafasern besitzen. Das Innere der Zellen enthält den Kern, der meist chromatinarm ist und nur die Nucleolen gefärbt zeigt; im übrigen erscheint es leer und ist sicherlich im Leben mit Flüssigkeit erfüllt.

Zusammengefaßt lauten unsere Ergebnisse betreffend die Entwicklung von Krallensohle und -polster folgendermaßen. Die Matrix der Krallensohle ist in ihrem ganzen Bereich fertil. Nachdem die Matrix wie die gesamte übrige Epidermis die fötale Hornschicht gebildet hat, macht sich ein Unterschied zwischen ihrem proximalen und ihrem distalen Abschnitt bemerkbar hinsichtlich der Natur der von ihnen gelieferten Zellmassen. Ihr proximaler Abschnitt produziert Hornzellen, die wesentlich denen der Krallenplatte gleichen; ihr distaler Abschnitt dagegen liefert Polsterzellen, denen die längsfädige Struktur der Krallenplattenzellen fehlt, die vielmehr in der Peripherie ein zartes Maschenwerk verhornter Plasmafasern aufweisen und wie gebläht erscheinen. Erst nachdem die Bildung des Polsters in der für die einzelnen Arten charakteristischen Form abgeschlossen ist, beginnt auch der distale Abschnitt der Sohlenmatrix typisches Horn zu liefern.

Am Ende der Embryonalperiode verfällt das Polster dem Untergang. Es wird durch die vorwachsende Krallenspitze deformiert, schrumpft und fällt schließlich kurz vor dem Ausschlüpfen mit dem fötalen Stratum corneum ab, indem es zunächst in der Gegend der Krallenspitze den Zusammenhang mit seiner Unterlage verliert.

Das Zehenpolster ist somit ein rein embryonales Gebilde. Seine biologische Bedeutung scheint mir nur die einer Schutzvorrichtung sein zu können, welche verhindert, daß der Embryo durch die nadelscharfen, vorstehenden Krallen verletzt wird. Bekanntlich liegen die Eidechsenembryonen, sobald eine gewisse Größe erreicht haben, aufgerollt in der Eischale,

wobei die Extremitätenenden gewöhnlich auf die Bauchseite zusammengedrängt und Finger und Zehen meist der Haut dicht angeschmiegt sind. Da nun die Verhornung der Krallen derjenigen des übrigen Integuments weit vorseilt, so daß in der späteren Embryonalperiode die Krallen bedeutende Festigkeit besitzen, während die Haut nur mit einer dünnen Hornlage versehen ist, aber noch weich bleibt, läuft der Embryo, der den Raum der Eischale immer mehr ausfüllt, Gefahr, daß die vorwachsenden, scharfen und harten Krallenspitzen in seinen weichen Leib eindringen. Diese Gefahr wird durch das Krallenpolster beseitigt, indem es die frei vorstehende Krallenspitze sichert, sei es, daß die Krallenspitze ins Polster eindringt wie bei den Agamiden, sei es, daß das Polster sich ventral der Krallenspitze anschmiegt und so die Finger und Zehen statt in eine scharfe harte Spitze auszulaufen, stumpf und gerundet endigen wie bei den übrigen untersuchten Formen.

Hält man unter den höheren Wirbeltieren Umschau nach Bildungen, die dem Krallenpolster der Eidechsen (und Crocodile) ähnlich sind, so bietet sich insbesondere die mächtige Entwicklung der Epidermis über der Sohlenmatrix der embryonalen Schweinsklaue zum Vergleiche dar, die THOMS (1896) genauer untersucht hat. Ferner gibt WEBER (1904, fig. 14 II) die Abbildung der Kralle eines 18 cm langen Embryos von *Manis tricuspis*, die sehr an die Verhältnisse bei den Eidechsen, vor allem bei *Calotes*, erinnert. Auch die von GÖLDI (1900, p. 150) beschriebenen hufeisenförmigen Verbreiterungen an den Krallenscheiden der Embryonen von *Coelogenys* und *Dasyprocta* dürften hierhin gehören. Wie bei den Reptilien kommt es auch bei den Säugern zur Ausbildung eines fötalen Stratum corneum oder Epitrichium, so genannt, weil es bei einigen Formen z. B. *Bradypus* sich bei der Bildung der Haare abhebt und als zarte Umhüllung den behaarten Körper umgibt. KRAUSE (1906, p. 254) hat an Stelle der Bezeichnung Epitrichium den Namen Periderm vorgeschlagen, der auch bei den Reptilien Anwendung finden kann. Das Periderm über dem embryonalen menschlichen Nagel und auch bei Krallen und Hufen der Säuger wird als Eponychium bezeichnet. Um auf THOMS' Befunde wieder zurückzukommen, so besteht das auf der Sohle gelegene Zellenpolster (von diesem Autor als Epitrichium bezeichnet) beim Schweinsembryo wesentlich aus zweierlei Zellen, großen polygonalen, blasig aufgetriebenen Zellen, deren Beschaffenheit THOMS im Anschluß an

GARDINER durch Aufnahme von Amniosflüssigkeit erklärt (p. 72), und einer peripheren Lage abgeplatteter Zellen, die unser Autor als Bandzellen (p. 73) beschreibt. Es liegen somit im ganzen übereinstimmende Verhältnisse vor wie bei den von mir untersuchten Sauriern, weshalb bei der gleichen Lage und Entwicklung der Krallenpolster bei Säugetieren und Eidechsen an ihrer Homologie kein Zweifel bestehen kann. Wie bei den Eidechsen stellt auch beim Schwein das Zellenpolster der Sohle eine embryonale Bildung dar, die nach der Geburt eine Trennung von den darunter gelegenen, nunmehr in normaler Weise verhornenden Epidermiszellen eingeht (THOMS, p. 71 u. 93—94). Über ihre etwaige ökologische Bedeutung hat sich THOMS nicht geäußert.

c) Krallenwall und Krallenfalz.

Krallenwall und Krallenfalz treten erst auf, nachdem die Anlage der Krallenplatte eine gewisse Ausbildung erfahren hat, etwa gegen das Ende der zweiten Periode. Während auf den früheren Stadien die Krallenplatte unmerklich in die gewöhnliche Epidermis überging, setzt sie sich jetzt schärfer gegen die übrige Zehe ab (Fig. 28, Taf. 24 u. 37, Taf. 25) (vgl. S. 434). Auf einem medianen Längsschnitt des Stadiums B von *Draco* (Fig. 28 *dKw*, Taf. 24) macht sich diese Stelle dorsal als leichte Einknickung im Profil der Zehe bemerkbar; hier entwickelt sich später der Krallenfalz. Auch der ventrale Krallenwall (*vKw*) sondert schon auf diesem Stadium als leichte Vorwölbung die Krallensohle von dem rückwärts gelegenen Teil der Zehe.

Verfolgen wir zunächst die Anlage des dorsalen Krallenfalzes und des dorsalen Krallenwalles weiter. Bei *Ptychozoon*-Embryonen von 3,5 cm Länge (Textfig. Wa) konnte ich feststellen, daß an der Stelle, an welcher das Epithel der Krallenplatte in die gewöhnliche Epidermis übergeht, eine solide Epithelwucherung auftritt, die schräg nach hinten in das darunter gelegene embryonale Bindegewebe vordringt. Sie folgt der ganzen hinteren Begrenzung der Krallenplatte und verläuft somit nicht nur auf dem dorsalen Teil der Zehe, sondern greift auch etwas an den Seiten hinab. Auf dem Längsschnitt bietet diese Epithelwucherung das Bild eines Zapfens, der sich gegen das Innere der Zehe hin verjüngt und abgerundet endigt; räumlich betrachtet ist sie eine Epithelleiste.

Diese Epithelleiste (*Kf*, Textfig. Wa) kommt durch lebhafte

Vermehrung der basalen Zellen des Stratum Malpighii zustande; oft begegnet man hier den verschiedensten Stadien mitotischer Kernteilungen. Während die Epithelleiste gegen die gewöhnliche Epidermis gut abgesetzt ist, geht sie in das proximale Ende der Krallenplattenanlage (*Kp*) unmerklich über, bildet eigentlich eine Fortsetzung derselben. Die oberen Zellenlagen der Epidermis werden von diesem Wucherungsvorgang nur insoweit betroffen, als das Epithel über der Epidermisleiste als seichte Furche etwas einsinkt und dadurch auch äußerlich Kralle und Zehe schärfer voneinander geschieden werden. Der proximale Rand der Furche repräsentiert die erste Andeutung des dorsalen Krallenwalles (*dKr*). Die fötale Hornschicht (*fH*) zieht ununterbrochen von der gewöhnlichen Epidermis über die Furche zur Krallenplatte (*Kp*) herüber.

Fig. 38, Taf. 25 gibt ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium von *Calotes* wieder. Die Epithelleiste (*dKf*) dringt gerade hinter dem Oberrand der Endphalange ins embryonale Bindegewebe ein.

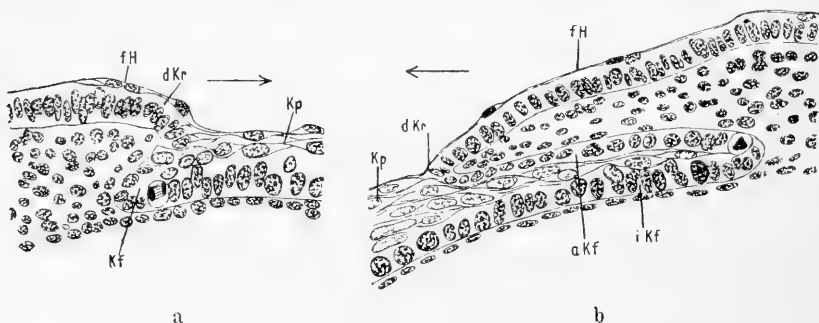


Fig. W.

Ptychozoon. Anlage von dorsalem Krallenfalz und -wall. a Stadium von 3,5 cm Länge. b Stadium von 4,5 cm Länge. Der Pfeil weist zur Krallenspitze hin. 360 : 1.

fH fötale Hornschicht. *Kf* Anlage des Krallenfalzes. *dKr* dorsaler Krallenwall. *Kp* Krallenplatte. *aKf* äußere, *iKf* innere Lamelle des Krallenfalzes.

Noch später beginnt die solide Epitheleinwucherung sich in zwei Lamellen zu sondern (Fig. 54, Taf. 27 *Hemidactylus* und Textfig. Wb *Ptychozoon*), eine äußere (*aKf*) und eine innere (*iKf*), die sich allmählich voneinander abheben (vgl. Fig. 54, Taf. 27) und einen feinen Spalt, eben den Krallenfalz, zwischen sich einschließen. Nach dieser Spaltung der ursprünglich einheitlichen Epithelleiste stellt die äußere Lamelle die Fortsetzung des Epithels des dorsalen Krallenwalles (*dKr*), die innere den Endabschnitt der proximalen

Matrix der Krallenplatte dar. Jetzt treten auch histologische Unterschiede beider Lamellen hervor, die sich vor ihrer Trennung nur undeutlich erkennen ließen: die Zellen der äußeren Lamelle, die in einfacher Schicht angeordnet sind, vermehren sich offenbar weniger stark als die der inneren; indem die äußere Lamelle aber dem stärkeren Wachstum der inneren folgen muß, wird sie gedehnt, ihre Kerne werden abgeplattet und erscheinen weiter voneinander entfernt (*aKf*, Fig. 54, Taf. 27). Die innere Lamelle (*iKf*, Fig. 54, Taf. 27 u. Textfig. Wb) dagegen ist vielschichtig, besteht aus einer dicht gedrängten, in reger Vermehrung begriffenen Lage basaler Cylinderzellen und mehreren Reihen abgeplatteter Zellen, die der Verhornung anheimfallen, nach vorn geschoben werden und Zuschuß an Horn zur oberen Krallenplatte (*Kp*) liefern.

Gegen Ende der Krallenentwicklung (Fig. 39 *Calotes*, Fig. 40 *Draco* Taf. 25, Fig. 55 *Hemidactylus* Taf. 27) erscheint der Krallenfalz viel tiefer einschneidend als auf den letzt beschriebenen Stadien. Es wäre aber ein Irrtum, das auf ein noch weiter gehendes Wachstum der ursprünglichen Epithelleiste zurückzuführen; denn der Grund des Krallenfalzes, die Umschlagstelle der äußeren Lamelle in die innere, hat ihre Lage am oberen Hinterrand der Endphalange unverändert beibehalten. Eine Verlängerung des Krallenfalzes durch Wachstum der beiden ihn einschließenden Epithellamellen nach hinten hat also nur entsprechend der allgemeinen Größenzunahme der Zehe stattgefunden. Vergleicht man aber die jetzige Lage des Krallenwalles mit der früheren, so sieht man, daß er sich nach vorn vorgeschoben hat. Beispielsweise bei dem jungen Stadium von *Calotes* (Fig. 38, Taf. 25) liegt der Vorderrand des Krallenwalles gerade über dem Beginn der Endphalange, bei dem älteren dagegen (Fig. 39, Taf. 25) reicht er fast bis zu ihrer Mitte; dasselbe zeigt ein Vergleich der beiden Stadien von *Hemidactylus* (Fig. 54 u. 55, Taf. 27). Zu der Zeit, in der diese bedeutende Verlängerung des dorsalen Krallenwalles vor sich geht, vollzieht sich die Entwicklung der Schuppen. Auch das Epithel auf der Außenseite des dorsalen Krallenwalles geht in der Bildung von Schuppen auf, und zwar entfällt bei den Agamiden (vgl. Fig. 39, Taf. 25) und Lacertiden (Textfig. X) im medianen Längsschnitt nur eine Schuppe auf das über dem Krallenfalz gelegene Epidermisgebiet, bei den Geckoniden (vgl. Fig. 55, Taf. 27) dagegen mehrere, kleinere Schuppen. Die Umschlagstelle der Epidermis am dorsalen Krallenwall (der Übergang in die äußere Lamelle des Krallenfalzes) stellt somit den freien Rand einer Schuppe dar,

und die besprochene, distale Verlängerung des dorsalen Krallenwalles kommt demnach durch das Auswachsen dieser Schuppe zustande.

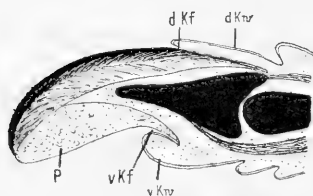


Fig. X.

Lacerta agilis. Embryo von 4,5 cm Länge.
Optischer Längsschnitt durch das Zehenende.
47:1.

dKw dorsaler Krallenwall. *dKf* dorsaler Krallenfalz. *vKw* ventraler Krallenwall. *vKf* ventraler Krallenfalz. *P* Krallenpolster.

Mit dem Auswachsen des dorsalen Krallenwalles nach vorn ist eine weitere Verdünnung der äußeren der beiden den Krallenfalz zwischen sich fassenden Epithellamellen verbunden; sie wird schließlich zu einem ganz dünnen Häutchen, in dem spärliche Kerne liegen. Die innere Lamelle dagegen behält ihre ursprüngliche Beschaffenheit bei und fährt fort, Horn zu produzieren. Bei der nunmehr erreichten, für den Erwachsenen charakteristischen Ausdehnung des dorsalen Krallenwalles liegt bei den Geckoniden die ganze proximale Matrix, bei den Agamiden und Lacertiden ein beträchtlicher Teil derselben im Bereich des Krallenfalzes.

Querschnittsbilder durch den Krallenfalz (Fig. 44, Taf. 26 *Draco*) lassen erkennen, daß auf späteren Stadien der Falz, entsprechend der seitlichen Ausdehnung der Krallenplatte (*sKp*), die Phalange nicht nur dorsal, sondern auch lateral umgreift. Die äußere Lamelle (*aKf*) liegt als einschichtige Lage der inneren (= Krallenplatte) dicht an und geht an der Ventralseite in das Stratum Malpighii der Krallenplatte über.

Überschauen wir nochmals unsere Ergebnisse betreffend die Entwicklung von dorsalem Krallenwall und -falz, so sehen wir zunächst eine solide, schräg nach hinten gerichtete Epithelleiste im Umfang des Hinterrandes der Krallenplatte, also dorsal und lateral, auftreten, die äußerlich durch eine leichte Furche markiert ist. Diese Epithelleiste vergrößert sich, bis sie etwa den oberen Hinterrand der Endphalange erreicht hat, und spaltet sich in zwei Blätter, die im Grunde des Krallenfalzes ineinander übergehen. Das äußere Blatt, das nunmehr als Fortsetzung des Krallenwalles erscheint, ist einschichtig und wird allmählich stark verdünnt, das innere stellt einen Teil der proximalen Matrix dar. Auf späteren Stadien findet eine distale Vergrößerung des Krallenwalles statt, die mit der Entwicklung der Schuppen zusammenhängt.

Anders vollzieht sich die Bildung von ventralem Krallenwall und -falz. Als erste Andeutung des ventralen Krallenwalles erkannten wir bei *Calotes* und *Draco* eine leichte Vorwölbung der Epidermis am Hinterrand der Sohle (*vKw*, Fig. 28, Taf. 24), die durch eine Wucherung des darunter gelegenen Bindegewebes zustande gekommen ist. Das Epithel dieser Stelle zeigt zunächst keine Besonderheiten. Geht man dem Schicksal dieser Erhebung weiter nach, so sieht man zunächst ihren Umfang zunehmen (*vKw*, Fig. 38, Taf. 25), wobei sie sich gegen die Sohle hin immer schärfer absetzt, während sie proximalwärts allmählich verstreicht. Noch später, wenn an der Haut der Zehen die Schuppenbildung beginnt, plattet sich die Anlage des ventralen Krallenwalles in gleichem Sinne wie die Schuppenanlagen ab und legt sich nach der Krallensohle hin immer stärker um, bis sie diese schließlich erreicht (Fig. 39, 40, Taf. 25). So kommt zwischen dem ventralen Krallenwalle und der Sohle durch allmähliche Verengung des von ihnen eingeschlossenen Raumes eine Spalte zustande, die den ventralen Krallenfalz (*vKf*) darstellt. Im Gegensatz zum dorsalen Krallenfalz entsteht also der ventrale nicht durch Spaltung einer Epithellamelle, sondern ist auf der Oberfläche der beiden ihn begrenzenden Epithelblätter vom fötalen Stratum corneum bekleidet. Am ventralen Krallenwall tritt jetzt, wie an den Schuppen, eine Differenzierung des Epithels hervor. Die Außenseite des ventralen Krallenwalles ist wie die Oberseite einer Schuppe durch dickeres Epithel ausgezeichnet als die Innenseite (= äußere Lamelle des ventralen Krallenfalzes), die der Unterseite einer Schuppe entspricht. Ganz ähnlich sind die Verhältnisse bei den Lacertiden (Textfig. X). Da die Entwicklung des ventralen Krallenwalles von einer Bindegewebswucherung ausgeht und die auf solche Weise entstandene, von der Epidermis überzogene Cutispapille sich in ihrer weiteren Ausgestaltung gleich einer Schuppe verhält, kann es keinem Zweifel unterliegen, daß der ventrale Krallenwall eine modifizierte Schuppe darstellt. Das zeigen auch die Geckoniden in überzeugender Weise (Fig. 55, Taf. 27), bei denen der ventrale Krallenfalz sich kaum von den übrigen Schuppen unterscheidet.

Dorsolateraler und ventraler Krallenfalz gehen an den Seiten der Sohle ineinander über und stellen daher beim Erwachsenen ein scheinbar einheitliches Gebilde dar. Die Entwicklungsgeschichte aber lehrt, daß der dorsolaterale Krallenfalz in Abhängigkeit von der Krallenplatte entsteht und zunächst keine Beziehung zu den

Schuppen besitzt, während der ventrale von den der Krallensohle anliegenden Schuppen gebildet wird.

Schlußbemerkungen: Allgemeines über den Bau der Hornzellen in der Eidechsenepidermis.

Die Befunde bei der Verhornung der Krallenplatte geben mir Veranlassung, gewisse meiner bisherigen Erfahrungen über den Bau der Reptilienepidermis zusammenzufassen. Ich beabsichtige an dieser Stelle nicht, eine allgemeine Darstellung des feineren Baues der gesamten Eidechsenepidermis zu geben; das soll vielmehr erst in dem allgemeinen Teil der „Studien“ geschehen, der diese Untersuchungsreihe beschließen wird. Hier möchte ich nur den Bau der Hornzellen und insbesondere die Frage diskutieren, welcher Bestandteil der Epidermiszellen der Verhornung unterliegt. Diese Frage von nicht geringer allgemein histologischer Bedeutung ist bis jetzt fast ausschließlich nach Untersuchungen an verhornter Säugerepidermis, speziell der Oberhaut des Menschen, dann an Haaren, Nägeln bzw. Krallen, Hufen des Menschen und einiger Säuger beurteilt worden; über die Vögel (Federn) und Amphibien liegen in dieser Hinsicht nur spärliche Mitteilungen vor. Das meist untersuchte Objekt, die menschliche Oberhaut, deren Kenntnis auch wegen ihrer Bedeutung für die Dermatologie durch zahlreiche gründliche Arbeiten weit gefördert ist, bietet durch ihre geringe Härte günstige Bedingungen für die Herstellung von dünnen Schnitten. In diesem Punkte steht ihr die Reptilienepidermis nach; aber dieser Nachteil wird ausgeglichen durch bedeutendere Größe der Elemente, durch den größeren Anteil der einzelnen Zelle, welcher der Verhornung unterliegt, und schließlich durch die kolossale Mächtigkeit der fibrillären Plasmastrukturen, die gewisse Zellen, ich denke hier an die Bildungszellen der Haftbüschel und der Borsten der Sinnesorgane der Geckoniden, erreichen.

Nach meinen Untersuchungen an der Epidermis der Blindschleiche (W. J. SCHMIDT, 1914, p. 26) hat eine junge Hornzelle, wie sie in der Hornschicht der in Bildung begriffenen Epidermisgeneration vorliegt, die Form eines polygonalen, nicht ganz geradlinig begrenzten Scheibchens, das sich nach der Peripherie allseits verdünnt und somit scharfrandig ist, während seine Mitte durch die Gegenwart des Kerns beiderseits leicht vorgewölbt wird. Vielfach

machen sich auf der Außenseite der Hornzelle facettenartige Flächen bemerkbar, die durch das Anlagern der benachbarten Zellen bedingt sind. Der chromatinarme Kern der Zelle ist in der Ebene des Scheibchens abgeplattet, erscheint daher im Querschnitt der Zelle länglich, in der Aufsicht aber rundlich. Die im Schnitte spindelförmigen Zellen lassen, wie es schon die älteren Autoren richtig wiedergegeben haben (vgl. z. B. CARTIER, 1874; TODARO, 1878), eine dichtere, sich stärker färbende Rinde, der Lage nach einer sehr dicken Zellmembran vergleichbar, und einen von dieser Rinde umschlossenen, schwächer färbbaren plasmatischen Inhalt unterscheiden, in dem der Kern eingebettet ist; das Plasma zieht sich vielfach vom Kern zurück, so daß jener in eine „Kernhöhle“ zu liegen kommt. Im Anschluß an STUDNIČKA (1909) ist die Rinde zweckmäßig als *Exoplasma* von dem innen gelegenen *Endoplasma* zu unterscheiden. Schon den älteren Autoren waren auf Querschnitten der verhornenden Zellen etwa senkrecht zur Zelloberfläche orientierte Strichlein innerhalb des Exoplasmas aufgefallen. Wie ich insbesondere bei der Blindschleiche nachweisen konnte, stellt diese Strichelung den Querschnitt eines Netzwerkes dar, das sich an isolierten Zellen in Flächenansicht als starkfädiges und engmaschiges, durch Eisenhämatoxylin kräftig schwärzbares Maschenwerk von Plasmenfasern in seiner wahren Gestalt beobachten läßt. Das Endoplasma der Zelle wird von zarten Fädchen durchsetzt, die annähernd senkrecht zur Fläche der Zelle verlaufen und mit dem exoplasmatischen Netzwerk in Verbindung stehen. Für die exoplasmatische und endoplasmatische Fibrillenstruktur übernehme ich die von MERK (1900, p. 530) auf die menschliche Hornzelle angewandten Namen Wandfasernetz und Binnenfasern.

Vergleichen wir mit diesen Befunden den Bau einer menschlichen Hornzelle, so ergibt sich in den feineren histologischen Verhältnissen eine weitgehende Übereinstimmung. WEIDENREICH (1900, p. 223) sagt von den Zellen der Hornschicht der *Vola manus* und *Planta pedis* (es handelt sich hier um vollkommen verhornte Zellen, die ihren Kern verloren haben): „Die Zellen der Hornschicht sind mehr oder weniger stark abgeplattete, kernlose Gebilde, an denen sich eine Membran, ein Netzwerk von feinen Fasern und eine dieses erfüllende homogene Substanz (das Eleidin) neben einer leeren Kernhöhle nachweisen läßt. . . .“ Die Membran entspricht unserem Wandfasernetz, das Netzwerk feiner Fasern unseren Binnenfasern. Durch Verdauungsversuche fand WEIDENREICH, daß die

Verhornung ihren ausschließlichen Sitz in der „Membran“ hat, die Binnenfasern dagegen zwar aus verändertem, aber aus verdaulichem Protoplasma bestehen (p. 223). Den Hornzellen der übrigen Hautstellen fehlt das Netzwerk im Innern (WEIDENREICH, p. 224). Weiterhin berichtet WEIDENREICH (p. 224): „Die Hornmembran entsteht durch Umwandlung des fibrillären Exoplasmas der Zellen des Strat. Malp. . . .“ Aus dem nicht fibrillär differenzierten Plasma der Hornzellen, der sogenannten Interfibrillarsubstanz, geht nach WEIDENREICH das Keratohyalin (im Stratum granulosum) bzw. durch dessen Umwandlung (im Stratum corneum) der Eleidin und Pareleidin hervor. WEIDENREICH konnte an der Membran der Zellen des Stratum granulosum und Stratum corneum nicht eigentlich ein netziges, sondern eher streifiges Aussehen feststellen. Dagegen kommt MERK (1900, p. 530) zu dem Ergebnis, daß die Epidermisfasern in der menschlichen Hornzelle an der Oberfläche ein äußerst zierliches Netzwerk, eben das Wandfasernetz, bilden. Bei Betrachtung der Mikrophotographien von MERK (tab. 24, fig. A—E) ist es mir äußerst wahrscheinlich, daß ganz entsprechende Verhältnisse vorliegen wie in der Epidermis der Eidechsen; nur sind bei den letzten die Verhältnisse viel gröber und daher auch sicherer zu deuten. Auch FOA's Untersuchungen (1900, p. 431), die an verschiedenen geschichteten Epithelien des Rindsfötus und des erwachsenen Rindes angestellt wurden und an den Zellen des Stratum Malpighii ähnliche Netzstrukturen der Oberfläche ergaben, ferner ältere ähnliche Berichte von M. IDE (zitiert nach HEIDENHAIN, 1911, p. 966) über netzartige Differenzierungen in der derben Grenzschrift der Epithelzellen des Blättermagens der Wiederkäuer, und endlich HEIDENHAIN's (1911, p. 965) Beobachtungen über „genetzte Zellen“ in der Embryonalanlage des Rinderhufes weisen auf ähnlichen Bau der Hornzellen bei anderen Objekten hin.

Die junge Hornzelle der Eidechsenkrallen zeigt gegenüber der besprochenen gewöhnlichen Epidermiszelle gemäß den in vorstehender Arbeit niedergelegten Beobachtungen zunächst einen Unterschied der Form, indem die Zellen in einer Richtung, und zwar in der Längsrichtung der Krallen, stark gestreckt und in der dazu senkrechten Richtung entsprechend verkürzt sind. Der Querschnitt der Zellen erinnert noch einigermaßen an den einer gewöhnlichen Epidermiszelle. Ein weiterer Unterschied betrifft das Verhalten der Plasmafasern: sie bilden anscheinend (vgl. S. 448) kein Netzwerk in der Peripherie der Zelle, sondern verlaufen annähernd parallel zueinander in der

Längsrichtung der Zelle, und zwar nehmen sie bei jüngeren Hornzellen die Peripherie der Zelle in einfacher Schicht ein, während sie bei älteren das gesamte Zellplasma bis dicht zum Kern heran erfüllen. Die Parallelanordnung der Plasmafasern hängt wohl mit der Zellform und der damit verbundenen Beanspruchung der Fibrillen vornehmlich in einer Richtung zusammen. Das Vorkommen der verhornten Plasmafasern im gesamten Zelleib erscheint zunächst als ein Gegensatz zu den gewöhnlichen Epidermiszellen, erweist sich aber bei genauerer Betrachtung nur als eine weitere Fortbildung des ersten Zustandes. Greifen wir noch einmal auf die gewöhnlichen Epidermiszellen zurück, so zeigen die unteren Zellen in der Hornschicht der in Bildung begriffenen Epidermisgeneration nur ein ganz dünnes Exoplasma, ähnlich der „Membran“ der menschlichen Hornzellen. Je mehr man nach außen fortschreitet, um so mehr nimmt das Exoplasma der Zelle, in dem das Wandfasernetz zur Ausbildung kommt, auf Kosten des Endoplasmas zu. Dieser Prozeß erreicht aber sein Ende, wenn das Exoplasma eine gewisse, gegenüber menschlichen Hornzellen recht bedeutende Stärke erreicht hat. Bei den Hornzellen der Krallen hingegen schreitet der Vorgang so lange fort, bis fast das gesamte Endoplasma in Exoplasma verwandelt ist.

Treten wir jetzt der Frage näher, welcher Bestandteil der Zellen verhornt, die Plasmafasern oder das interfibrilläre Plasma. Daß das Keratohyalin Horn liefert, halte ich mit APOLANT (1901) und anderen Autoren nach meinen Befunden bei Eidechsen für ausgeschlossen. WEIDENREICH (1900) spricht sich nicht näher darüber aus, ob die „Membran“ der verhornten Epidermiszelle rein aus fibrillärer Substanz hervorgegangen ist oder ob die im Gebiet des peripheren Teiles spärlichere Interfibrillärs substanz (p. 183) der Zellen des Stratum Malpighii in den Verhornungsprozeß mit eingeht, wenn das Exoplasma sich in die Membran umwandelt (p. 200) und später verhornt (p. 224). Doch glaube ich nach verschiedenen Stellen der zitierten Abhandlung, daß WEIDENREICH die Anschauung vertritt, daß die Fibrillen allein verhornen. RABL (1897, p. 430) dagegen vertritt einen anderen Standpunkt nach seinen Untersuchungen an Haaren von Menschen und Tieren, Dunenfedern des Hühnchens und Krallen eines Kätzchens: „Man wird es“ [das Keratin] „als direktes Umwandlungsprodukt der Eiweißkörper betrachten müssen; und wenn beispielsweise aus einer Protoplasma-faser eine Hornfibrille wird, wie dies bei der Verhornung der Rindensubstanz des Haares und der Feder der Fall ist, so geschieht

dies in der Weise, daß sich der Eiweißkörper des ersteren in den albuminoiden letzteren umwandelt. Von dieser Umwandlung wird jedoch nicht die Protoplasmafaser allein, sondern auch die interfibrilläre Substanz und wahrscheinlich auch die intercelluläre Kittmasse betroffen. Ob jedoch bei allen diesen Metamorphosen das gleiche Keratin gebildet wird, ist wieder eine andere Frage.“ APOLANT (1901, p. 795) hinwieder sagt nach Untersuchungen an der embryonalen Schweinsklau: „die Verhornung ist ausschließlich an die Zellfaser gebunden“.

Zur Entscheidung dieser Frage für die Reptilienepidermis eignen sich weniger die besprochenen gewöhnlichen Epithel- und Krallenzellen als die Bildungszellen der Borsten des Oberhäutchens der Sinnesorgane und der Haftlappen der Geckoniden. Alle diese Zellen sind dadurch ausgezeichnet, daß sie neben mächtigen fibrillären Bildungen, deren Hornnatur ich neuestens auch durch Pepsinverdauungsversuch sichergestellt habe, große Mengen nicht fibrillär differenzierten Plasmas enthalten. Die genannten fibrillären Bildungen nehmen den unteren Teil dieser nicht abgeplatteten, sondern mehr kubischen oder cylindrischen Zellen ein. Das nicht fibrilläre Protoplasma aber hält sich vornehmlich im oberen Teil der Zelle, erfüllt aber auch die Lücken zwischen den fibrillären, verhornten Bildungen. Verfolgt man das weitere Schicksal dieser Zellen, so ergibt sich, daß das nicht fibrillär differenzierte Plasma unter Keratohyalinbildung degeneriert; auch die geringen zwischen den Fibrillen befindlichen Mengen von Interfibrillarsubstanz gehen auf diese Weise zugrunde, da z. B. die Borsten des Oberhäutchens nach der Häutung vollkommen isoliert stehen. Dabei verschwinden auch die von vornherein sehr dünn gebliebenen Zellwände der Borstenbildungszellen, eine Tatsache, die aus meinen Abbildungen von *Tarentola* (W. J. SCHMIDT, 1910, p. 233, Textfig. M) und *Uroplatus* (fig. 30 u. 35, tab. 35; fig. 39, tab. 36) hervorgeht, die ich aber damals im Text nicht genügend betont habe. Diese Zellwände ließen nichts von fibrillärer Struktur erkennen. Diese Tatsachen zeigen, daß Horn überall da gebildet wird, wo die Plasmafasern liegen, daß faserfreie Zellbezirke nicht verhornen, daß also die Verhornung an die Plasmafasern gebunden ist. Liegen die Plasmafasern in der verhornenden Zelle peripher, so entsteht ein Hornmantel, liegen sie im Innern der Zelle, so entstehen binnenzellige Hornbildungen. Die gewöhnlichen Hornzellen besitzen ein mächtiges Wandfasernetz von Plasmafasern, verhornen daher unter Bildung

einer dicken, peripheren exoplasmatischen Hornwand (nach Analogie der Verhältnisse beim Menschen ist es nicht wahrscheinlich, daß die viel zarteren Binnenfasern verhornen, obwohl nur Verdauungsversuche hierüber vollkommene Gewißheit für unser Objekt liefern würden); bei den Zellen des Krallenpolsters bleibt entsprechend der geringen Ausbildung des Wandfasernetzes die Verhornung auf einen dünnen, membranartigen Mantel beschränkt. Vollkommen verhornen die Krallenzellen, weil ihr gesamtes Plasma von kräftigen Fibrillen durchzogen ist. Die Borstenbildungszellen der Geckoniden besitzen kein Wandfasernetz; daher verhornt ihre Peripherie nicht; die Plasmafasern liegen im Innern dieser Zellen und liefern, je nach ihrer Anordnung und Mächtigkeit, die kleinen Borsten des Oberhäutchens oder die eventuell zu einem oder mehreren Bündeln vereinigten größern Borsten der Sinnesorgane oder schließlich die riesigen Haftbüschel der Zehen.

Literaturverzeichnis.

- APOLANT, H., 1901, Über den Verhornungsprozeß, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 57, p. 766.
- BOAS, J. E. V., 1894, Zur Morphologie der Wirbelthierkrallen, in: Morphol. Jahrb., Vol. 21, p. 281.
- CARTIER, V., 1874, Studien über den feineren Bau der Haut bei Reptilien. II. Abt. Über die Wachstumserscheinungen der Oberhaut bei Schlangen und Eidechsen, in: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg (N. F.), Vol. 5, p. 192.
- v. EBNER, V., 1882, Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisierter Substanzen, Leipzig.
- FOÀ, C., 1900, Über die feinere Structur der geschichteten Pflaster-epithelien, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 55, p. 431.
- GOEPPERT, E., 1898, Zur Phylogense der Wirbelthierkrallen, in: Morphol. Jahrb., Vol. 25, p. 1.
- GÖLDI, E. A., 1900, Hufeisenförmige Verbreiterungen an den Krallen von Crocodilembryonen, in: Zool. Anz., Vol. 23, p. 149.
- HAASE, A., 1900, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Haftlappen bei den Geckotiden, Berlin, Diss.
- KERBERT, O., 1877, Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbelthiere, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 13, p. 205.
- KRAUSE, W., 1906, Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane, in: O. HERTWIG, Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre, Vol. 2, Teil 1, p. 252.
- LAFRENTZ, K., 1914, Die Flughaut von *Draco volans*, ihr Bau, ihre Entwicklung und Funktion, in: Zool. Jahrb., Vol. 38, Anat., p. 593.
- LEYDIG, F., 1872, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen.

- MERK, H., 1900, Über den Bau der menschlichen Hornzelle, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 56, p. 525.
- OPPEL, A., 1914, Gewebekulturen und Gewebepflege im Explantat, Braunschweig.
- RABL, H., 1897, Untersuchungen über die menschliche Oberhaut und ihre Anhangsgebilde mit besonderer Rücksicht auf die Verhornung, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 48, p. 430.
- SCHMIDT, H. R., 1904, Zur Anatomie und Physiologie der Geckopfote, Züricher Diss., Jena.
- SCHMIDT, W. J., 1909, Beiträge zur Kenntnis der Parietalorgane der Saurier, in: Z. wiss. Zool., Vol. 92, p. 359.
- , 1912, Studien am Integument der Reptilien. I. Die Haut der Geckoniden, *ibid.*, Vol. 101, p. 139.
- , 1913, Dasselbe. IV. *Uroplatus fimbriatus* (SCHNEID.) und die Geckoniden, in: Zool. Jahrb., Vol. 36, Anat., p. 377.
- , 1914, Dasselbe. V. Anguinen, *ibid.*, Vol. 38, Anat., p. 1.
- SIEDAMGROTZKY, O., 1871, Über die Struktur und das Wachstum der Hornscheiden der Wiederkäuer und der Krallen der Fleischfresser. Separatabdruck aus: Ber. Veterinärwesen Königreich Sachsen 1870.
- STUDNÍČKA, F. K., 1909, Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten, in: Anat. Hefte, 1. Abt., Heft 117 (Vol. 39, H. 1).
- THOMS, H., 1896, Untersuchungen über Bau, Wachstum und Entwicklung des Hufes der Artiodactylen, insbesondere des *Sus scrofa*, Leipziger Diss., Karlsruhe.
- TODARO, F., 1878, Sulla struttura intima della pelle de rettili, in: Atti Accad. Lincei, Anno 275, 1877—1878, Memorie (3), Vol. 2, p. 1073.
- WEBER, M., 1904, Die Säugetiere, Jena.
- VOELTZKOW, A., 1899, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von *Crocodilus madagascariensis*, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt, Vol. 26, p. 1.
- WEIDENREICH, F., 1900, Über Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 56, p. 169.
- WIEDERSHEIM, R., 1875, Zur Anatomie und Physiologie des *Phyllodactylus europaeus* usw., in: Morphol. Jahrb., Vol. 1, p. 495.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 23.

Fig. 1. *Draco*. Embryo, Stadium A. Zehe, a von der Seite, b von oben, c von unten. 30 : 1.

Fig. 2. *Draco*. Embryo, Stadium B. Zehenende, a von der Seite, b von oben, c von unten. 30 : 1.

Fig. 3. *Draco*. Embryo, Stadium C. Zehenende, a von der Seite, b von oben, c von unten. 30 : 1.

Fig. 4. *Draco*. Embryo, Stadium D. Zehenende, a von der Seite, b von oben, c von unten. 30 : 1.

Fig. 5. *Draco*. Embryo, Stadium E. Zehenende von der Seite. 30 : 1.

Fig. 6. *Draco*. Erwachsen. Krallen, a von der Seite, b von der Unterseite. 30 : 1.

Fig. 7. *Calotes*. Embryo von 4 cm. Zehe, a von der Seite, b von oben. 30 : 1.

Fig. 8. *Calotes*. Embryo von 5 cm. Zehenspitze von der Seite. 30 : 1.

Fig. 9. *Calotes*. Embryo von 7 cm. Zehenspitze von der Seite. 30 : 1.

Fig. 10. *Calotes*. Embryo von 10 cm. Zehenspitze von der Seite. 30 : 1.

Fig. 11. *Hemidactylus*. Embryo von 2 cm. Zehenspitze, a von oben, b von unten. 23 : 1.

Fig. 12. *Hemidactylus*. Embryo von 2,5 cm. Zehenende von der Seite. 23 : 1.

Fig. 13. *Hemidactylus*. Embryo von 3 cm. Zehenende von der Seite. 23 : 1.

Fig. 14. *Ptychozoon*. Embryo von 4,5 cm. Zehenende von der Seite. 23 : 1.

Fig. 15. *Ptychozoon*. Embryo von 6 cm. Zehenende von der Seite. 23 : 1.

Fig. 16. *Gymnodactylus*. Embryo von 4 cm. Zehenende von der Seite. 23 : 1.

Fig. 17. *Gymnodactylus*. Embryo von 5 cm. Zehenende von der Seite. 23 : 1.

Fig. 18. *Lacerta vivipara*. Embryo von ca. 3 cm. Zehenende von der Seite. 35 : 1.

Fig. 19. *Lacerta agilis*. Embryo von 4,5 cm. Zehenende, a von der Seite, b von unten. 23 : 1.

Fig. 20. *Cyclodus*. Embryo von 6 cm. Zehenende von der Seite. 23 : 1.

Fig. 21. *Chalcides ocellatus*. Embryo von 4,5 cm. Zehenende von der Seite. 20 : 1.

Tafel 24.

Fig. 22. *Draco*. Embryo, Stadium A. Medianer Längsschnitt durch das Zehenende. 280 : 1. *Kp* Anlage der Krallenplatte, *P* des Polsters, *Ks* der Krallensole, *E* der Endphalange. *B* Blutgefäß.

Fig. 23. *Draco*. Embryo, Stadium A. Querschnitt durch das Zehenende. [Annähernde Lage und Richtung des Querschnittes ist am Längsschnitte Fig. 22 durch den Pfeil *a* angegeben.] 280 : 1. Bezeichnung wie in vorhergehender Figur.

Fig. 24. *Draco*. Embryo, Stadium A. Epidermis der Zehe etwas vor dem Beginne der Krallenplattenanlage. 1360 : 1. *bZ* basale Lage cylindrischer Zellen; *pZ* einfache Lage abgeplatteter Zellen; in der basalen Cylinderzellenschicht eine Mitose, deren Spindel der Oberfläche parallel steht.

Fig. 25. *Draco*. Embryo, Stadium A. Epidermis im Beginne der Krallenplattenanlage. 1360 : 1. *bZ* basale Lage cylindrischer Zellen. *pZ* mehrere Lagen abgeplatteter Zellen. Einzelne der cylindrischen Zellen sind in Auswanderung in die äußeren Epidermisschichten begriffen. Der Pfeil gibt die Richtung zur Krallenspitze hin an.

Fig. 26. *Draco*. Embryo, Stadium A. Epidermis im Beginne der Krallenplattenanlage. 1360 : 1. Bezeichnung wie in vorhergehender Figur. Mitose einer basalen Zelle; Teilungsebene der Zelle annähernd parallel der Oberfläche der Epidermis. Der Pfeil gibt die Richtung zur Krallenspitze hin an.

Fig. 27. *Draco*. Embryo, Stadium A. Ausschnitt aus der Epidermis in der Mitte der Krallenplattenanlage; die oberen Zellenlagen sind weggelassen. 1360 : 1. Mitose in der auf die basalen Zellen (*bZ*) unmittelbar folgenden Schicht; Teilungsebene der Zelle senkrecht zur Oberfläche der Epidermis.

Fig. 28. *Draco*. Embryo, Stadium B. Medianer Längsschnitt durch das Zehenende. 164:1. *Kp* Krallenplattenanlage. *fH* fötale Hornschicht. *M* Melanophoren. *P* Polster. *Ks* Krallensohle. *dKw* erste Andeutung der dorsalen, *vKw* des ventralen Krallenwalles. *E* Endphalange *S* u. *S*₁ Sehnen.

Fig. 29. *Draco*. Embryo, Stadium B. Hinterer Teil der Krallenplatte. 1360:1. *StrM* Stratum Malpighii. *H* Hornschicht. *fH* fötale Hornschicht. *M* Melanophore.

Fig. 30. *Draco*. Embryo, Stadium B. Einzelne Zellen aus der Hornschicht der Krallenplatte, a im Querschnitt, b im Längsschnitt bei Einstellung auf das Innere der Zelle, c dsgl. aber (rechts) bei Einstellung auf die Oberfläche der Zelle. 1360:1.

Fig. 31. *Draco*. Embryo, Stadium B. Mitte der Krallenplatte. 1360:1. *StrM* Stratum Malpighii. *I* intermediäre Schicht. *H* Hornschicht. *fH* fötale Hornschicht.

Fig. 32. *Calotes*. Embryo von 5,5 cm. Spitze der Krallenplatte. Die auseinanderweichenden Zellen der oberen Krallenplatte (*H*) dringen in das darunter gelegene Stratum Malpighii (*StrM*) ein. 1360:1.

Fig. 33—36. *Draco*. Embryo, Stadium B. Querschnitte durch das Zehenende. 280:1. *fH* fötale Hornschicht. *Kp* Krallenplatte. *Ks* Krallensohle. *P* Polster. *E* Endphalange. *B* Blutgefäß. *M* Melanophore.

[Annähernde Lage und Richtung des Querschnittes

Fig. 33 ist am Längsschnitt Fig. 28 mit α angegeben	
Fig. 34	" β "
Fig. 35	" γ "
Fig. 36	" δ " .]

Tafel 25.

Fig. 37. *Calotes*. Embryo von 5,5 cm. Medianer Längsschnitt durch das Zehenende. 158:1. *fH* fötale Hornschicht. *Kp* Anlage der oberen Krallenplatte. *M* Melanophoren. *P* Polster. *Ks* Krallensohle. *E* Endphalange. *S*₁ Beugsehne.

Fig. 38. *Calotes*. Embryo von 7 cm. Medianer Längsschnitt durch das Zehenende. 114:1. *fH* fötale Hornschicht. *oKp* obere, *uKp* untere Krallenplatte. *M* Melanophoren. *P* Polster. *dKf* dorsaler Krallenfalz. *dKw* dorsaler Krallenwall. *vKw* ventraler Krallenwall. *S*, *S*₁ Sehnen. *E* Endphalange. *B* Butgefäß.

Fig. 39. *Calotes*. Embryo von 7,5 cm. Medianer Längsschnitt durch das Zehenende. 78:1. *fH*, *oKp*, *uKp*, *M*, *E*, *dKw*, *vKw*, *Kf*, *S*, *S*₁. *B* wie in vorhergehender Figur. *vKf* ventraler Krallenfalz. *Sch* Schuppen.

Fig. 40. *Draco*. Embryo, Stadium C. Medianer Längsschnitt durch das Zehenende, aus mehreren Schnitten kombiniert. 164:1. Bezeichnungen wie Fig. 38 u. 39.

Fig. 41. *Draco*. Embryo, Stadium B. Medianer Längsschnitt durch den vorderen Teil des Krallenrückens. 640:1. *StrM* Stratum Malpighii.

pM noch zur proximalen Matrix (der oberen Krallenplatte) gehöriger Anteil desselben. \bar{U} zurzeit steriles Gebiet des Stratum Malpighii. dM distale Matrix (der unteren Krallenplatte). oKp obere Krallenplatte. uKp Anlage der unteren Krallenplatte. Az obere Achsenzellen. fH fötale Hornschicht. M Melanophoren.

Fig. 42. *Calotes*. Embryo von 7,5 cm. Medianer Längsschnitt durch den vorderen Teil des Krallenrückens (die äußerste Spitze der Kralle fehlt). 600 : 1. $StrM$ Stratum Malpighii. oKp obere, uKp untere Krallenplatte. A Achse. dM distale Matrix (der unteren Krallenplatte). \bar{U} zurzeit steriles Gebiet des Stratum Malpighii.

Fig. 43. *Draco*. Embryo, Stadium E. Medianer Längsschnitt durch den mittleren Teil des Krallenrückens. 640 : 1. (Der dargestellte Abschnitt entspricht seiner Lage nach ungefähr dem in Textfig. Bb mit * bezeichneten Teil.) $StrM$ Stratum Malpighii. pM zur proximalen Matrix (der oberen Krallenplatte, oKp) gehöriger Anteil desselben. dM distale Matrix (der unteren Krallenplatte, uKp). stG steril gewordenes Gebiet des Stratum Malpighii. A Achse. oAz obere, uAz untere Achsenzellen. P Pigment. Der Pfeil gibt die Richtung zur Krallenspitze hin an.

Tafel 26.

Fig. 44—50. *Draco*. Embryo, Stadium C. Querschnitte durch das Zehenende. 280 : 1. Ep Epidermis. Kr Krallenrücken. A Achse des Krallenrückens. oKp obere, uKp untere Krallenplatte. sKp Krallenseiten. aKf äußere Lamelle des Krallenfalzes. Ks Krallensohle. M Melanophore. E Endphalange. fH fötale Hornschicht. B Blutgefäß. P Polster.

[Annähernde Lage und Richtung des Querschnitts

Fig. 44 ist in Fig. 40, Taf. 25 mit α angegeben

Fig. 45 " " β "

Fig. 46 " " γ "

Fig. 47 " " δ "

Fig. 48 " " ε "

Fig. 49 " " ζ "

Fig. 50 " " η " .]

Fig. 51. *Calotes*. Embryo von 7,5 cm. Zellen des Polsters. Die Plasmafasern bilden in der Peripherie der Zelle ein ziemlich weites Maschenwerk. 1360 : 1.

Fig. 52. *Lacerta agilis*. Embryo von 4,5 cm. Teil eines Median-schnittes durch den Krallenrücken: die in der Achse zusammenstoßenden oberen (oAx) und unteren (uAx) Achsenzellen. 1360 : 1.

Fig. 53. *Lacerta agilis*. Embryo von 4,5 cm. Teil eines Quer-schnittes durch den Krallenrücken. 1360 : 1. oAx obere, uAx untere Achsenzellen. Die Zellen sind im ganzen Querschnitt mit Plasmafasern erfüllt.

Tafel 27.

Fig. 54. *Hemidactylus*. Embryo von 2,5 cm. Längsschnitt durch das Zehenende. 400 : 1. *fH* fötale Hornschicht. *oKp* obere, *uKp* untere Krallenplatte. *oAz* obere, *uAz* untere Achsenzellen. *Kr* erste Anlage der Krallenröhre. *dKw* dorsaler Krallenwall. *aKf* äußere, *iKf* innere Lamelle des Krallenfalzes. *Kw* Krallensohle. *P* Polster. *B* Blutgefäß. *E* Endphalange.

Fig. 55. *Hemidactylus*. Embryo von 3 cm. Längsschnitt durch das Zehenende. 280 : 1. *fH* fötale Hornschicht. *oKp* obere, *uKp* untere Krallenplatte. *Kr* Krallenröhre. *oAz* obere, *uAz* untere Achsenzellen. *dKw* dorsaler, *vKw* ventraler Krallenwall. *aKf* äußere, *iKf* innere Lamelle des Krallenfalzes. *P* Polster. *Sch* Schuppen. *E* Endphalange. *S*, *S*₁ Sehnen.

Fig. 56. *Hemidactylus*. Embryo von 3 cm. Querschnitt durch das Zehenende. Im oberen Teil der Figur ist die Umgebung der Krallenröhre weggelassen. 280 : 1. [Annähernde Lage und Richtung des Querschnittes ist am Längsschnitt Fig. 48 mit α angegeben.] *Kp* Krallenträger. *sKp* Krallenseiten. *Ks* Krallensohle. *Kr* Krallenröhre. *E* Endphalange. *fH* fötale Hornschicht. *P* Polster.

Fig. 57. *Hemidactylus*. Embryo von 3 cm. Obere Achsenzellen im Flachschnitt. 640 : 1.

Fig. 58. *Ptychozoon*. Embryo von 6,5 cm. Längsschnitt durch die Zehenspitze. 640 : 1. *fH* fötale Hornschicht. *oKp* obere, *uKp* untere Krallenplatte. *Kr* Krallenröhre. *bZ* basale Zellen der Matrix der unteren Krallenplatte. *Ks* Krallenspitze. *P* Polster. *E* Endphalange. *B* Blutgefäß.

Fig. 59. *Ptychozoon*. Embryo von 4,5 cm. Längsschnitt durch die Krallenspitze und den anstoßenden Teil des Polsters. 640 : 1. *fH* fötale Hornschicht. *oKp* obere, *uKp* untere Krallenplatte. *MuKp* Matrix der unteren Krallenplatte. *oAz* obere Achsenzellen. *Kr* Krallenröhre. *P* Polster.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Zur Entwicklungsgeschichte der Turbanaugen von *Cloeon dipterum* L.

Von

Dr. Hermann Priesner (dz. im Felde).

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Graz.)

Mit Tafel 28 und 7 Abbildungen im Text.

CARRIÈRE hat 1886 Untersuchungen über die Entwicklung der akzessorischen oder Turbanaugen von *Cloeon dipterum* L. angestellt und die Hauptergebnisse kurz mitgeteilt, verweist aber bezüglich genauerer Angaben auf eine ausführlichere, spätere Publikation, die jedoch nicht mehr erschienen ist.

Es schien mir nun von Wichtigkeit, CARRIÈRE's Befunde nachzuprüfen und insbesondere die histologischen Einzelheiten der Entwicklungsphasen des Turbanauges zu studieren.

Bevor ich auf die Arbeit selbst eingehe, ist es mir eine angenehme Pflicht, meinen hochgeehrten Lehrern Herren Hofrat Prof. Dr. L. v. GRAFF und Prof. Dr. L. BÖHMIG für das Interesse, welches sie meiner Arbeit entgegenbrachten, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Besonderen Dank schulde ich Herrn Prof. Dr. L. BÖHMIG, nicht nur für die Anregung zu dieser Arbeit, sondern auch für die vielen wertvollen Ratschläge, die er mir im Laufe meiner Untersuchungen zuteil werden ließ.

ZIMMER (54) hat in seiner Abhandlung: „Die Facettenaugen der Ephemeriden“ *Cloeon dipterum* nicht behandelt, während CIACCIO's (7) Beschreibung der Anatomie des Auges der genannten Art kurz

und sehr unvollständig ist. Ich mußte also, bevor ich auf die Untersuchung der präimaginalen Stadien eingehen konnte, die Histologie der Imagoaugen studieren, um zu einem richtigen Verständnis der einzelnen Elemente der Augenanlage kommen zu können.

Hierin zeigten sich nun einige Abweichungen im Baue des Turbanauges¹⁾ gegenüber den Verhältnissen bei den verwandten, von ZIMMER untersuchten Formen, z. B. bei der sehr nahe verwandten *Leptophlebia cineta* RETZ. (= *Cl. fuscatum* L.).

Meine Untersuchungen der histologischen Details beziehen sich lediglich auf den epidermalen Teil des Auges; die Entwicklung des Ganglion opticum wurde außer acht gelassen.

Untersuchungsmethoden.

Das Untersuchungsmaterial war leicht zu beschaffen, die Larven von *Cl. dipterum* sind in Steiermark in stehenden Gewässern häufig, so daß jederzeit Material leicht zur Hand war. Auch der technische Teil der Untersuchung bereitete keine sonderlichen Schwierigkeiten, das Chitin ist auch in den älteren Entwicklungsstadien der Tiere von ziemlich weicher Konsistenz. Von Fixierungsmethoden bewährten sich am besten: konzentrierte Sublimatlösung mit Zusatz von Essigsäure, ferner das von DIETRICH (11, p. 467) angegebene Gemisch, bestehend aus:

- 6 Teilen Formol,
- 15 Teilen 96% Alkohol,
- 1 Teil Eisessig und
- 30 Teilen Aqua destillata;

mit gutem Erfolge wandte ich diese Flüssigkeiten heiß an, ich möchte dies besonders für Fixierung der Lymphe empfehlen. Geringere Erfolge erzielte ich mit FLEMMING's Gemisch²⁾, welches bedeutende Schrumpfungen der Gewebe nach sich zog. Nach dem Fixieren wurden die schon vorher vom Thorax abgetrennten Köpfe der Tiere in steigendem Alkohol entwässert, aus absolutem Alkohol in Xylol übertragen und in einem Gemische von Paraffin (mit hohem

1) Ich gebrauche mit CARRIÈRE (5) und LA BAUME (29) diesen von RÉAUMUR und DE GEER eingeführten Terminus, bemerke aber, daß in neuerer Zeit der Ausdruck „Frontauge“ sich wohl größeren Beifalls erfreut und auch von HESSE (16) und ZIMMER verwendet wird. Vgl. hierzu den Terminus LUBBOCK's (34): „pillared eyes“.

2) LEE-MAYER (32), p. 37.

Schmelzpunkt) und Wachs eingebettet. Von derartig vorbehandelten Objekten konnte ich Schnittserien von 3–5 μ Dicke ohne Mühe herstellen. Aufgeklebt wurde mit Eiweißglycerin und Wasser. Als Färbemittel verwandte ich Hämatoxylin (nach EHRLICH) -Eosin, Eisenhämatoxylin, Alaunkarmin (bei Stückfärbung) und Safranin, weniger günstige Resultate erzielte ich mit Parakarmin. Das in den letzten Entwicklungsstadien der Turbanaugen auftretende Pigment löste sich leicht in Wasser, welches mit einigen Tropfen Salpetersäure versetzt wurde, das der Seitenaugen ist schwerer löslich, seine Entfernung gelang nur bei Anwendung von Königswasser. Sehr gut eignete sich zur Entpigmentierung auch der Liquor ferri sulphurici ox., wie er bei der Eisenhämatoxylin-Färbung zur Verwendung kommt; in 24 Stunden löste sich das Pigment der Seitenaugen auf Schnitten vollständig.

Bau der Turbanaugen der Imago.

Von außen makroskopisch betrachtet, sind diese gelbbraun gefärbten Augen, wie bereits LA BAUME (29, p. 147) angibt, „bei der Imago zylindrisch mit starker Verbreitung nach oben“. Distal werden sie durch eine ganz leicht konvexe ellipsoide Fläche abgeschlossen, deren größere Achse zur Längsachse des Körpers parallel ist und an der die Cornealfacetten, es sind ca. 500 vorhanden, deutlich zu erkennen sind. Die Färbung der Augen ist teilweise durch die gelbliche Färbung der Cornea bedingt, teilweise durch das im hypodermalen Teile befindliche gelbbraune Pigment.

Der äußere Bau des Auges zeigt demnach keine wesentlichen Abweichungen von dem Turbanauge von *Leptophlebia cincta*, wie aus der Beschreibung ZIMMER's (54, p. 244) hervorgeht. Auch im histologischen Bau bestehen weitgehende Übereinstimmungen, doch ergeben sich auch einige, zum Teil nicht unwesentliche Abweichungen.

Die ca. 14 μ dicken Cornealfacetten bestehen aus zwei Schichten, von denen die innere einen lamellären Bau aufweist. Im Gegensatz zu ZIMMER's Beobachtungen an *L. cincta* fand ich die Innenfläche der Cornea keineswegs „nach innen zu auffallend stark gewölbt“, sondern, wie aus Fig. 1 (C) hervorgeht, flach und häufig etwas uneben. An den Krystallkegeln (K), die, wie ZIMMER angibt, ziemlich konsistente Beschaffenheit aufweisen, konnte ich deutlich, worüber der Genannte nichts sagt, zwei Schichten unterscheiden, eine zentrale, mit Eisenhämatoxylin intensiver färbbare und eine periphere, wie mir scheint weichere, weniger stark tingierbare.

Die Reste der 4 Krystallkegel-Bildungszellen (KZ) sowie ihre Kerne (KK) sind in der Umgebung der Kegel stets deutlich zu erkennen. Unter der Cornea fand ZIMMER „zwei sich schwach färbende, lichtbrechende Gebilde, die Kerne der beiden Zellen, welche die Cornea ausgeschieden haben“. In bezug hierauf besteht nun zwischen den ZIMMER'schen und meinen Befunden ein bedeutender Gegensatz. Ich habe an der genannten Stelle bei den Imagines von *Cl. dipterum* stets nur, auch an den bestkonservierten Individuen, ein Plasmagerinnsel gefunden, in dem ich niemals Kerne oder kernartige Bildungen gesehen habe. Auch war die Abgrenzung der SEMPER'schen Zellen bei *Cl. dipterum* gegen das erwähnte Plasma niemals eine so scharfe, wie es in fig. 4 von ZIMMER (54, tab. 12) für sein Objekt dargestellt wird, und ich möchte in dieser Plasmamasse einen Teil der Krystallkegelbildungszellen sehen und diese Partie (Fig. 1 Ps) dem Pseudoconus der Dipteren vergleichen. Wie später bei der Schilderung der Augenentwicklung noch besonders hervorgehoben werden wird, fand ich zuweilen dicht unterhalb der Cornea zwei Kerne, die ich zuerst mit den ZIMMER'schen Kernen der corneagenen Zellen identifizieren zu müssen glaubte. Es hat sich dann später herausgestellt, daß diese beiden Kerne tatsächlich zwei der vier den SEMPER'schen Zellen zugehörigen Kerne waren. Die Zweizahl erklärte sich daraus, daß die Schnitte etwas schräg geführt waren und infolgedessen nicht sämtliche Kerne zur Anschauung gelangten. Jedenfalls sind bei *Cl. dipterum* keine Kerne oder kernartigen Gebilde zwischen den Cornealfacetten und den Krystallkegelzellen vorhanden. Dagegen beobachtete ich in jedem Omma zwei Zellen, die von mir ihrer Lage wegen als Hauptpigmentzellen in Anspruch genommen werden (Fig. 1, 2, 3 HPZ, HPK), trotzdem sie des Pigments entbehren und die allem Anscheine nach *Leptophlebia* und den anderen von ZIMMER untersuchten, mit derselben verwandten Formen zu fehlen scheinen, die aber auch von HESSE (16, p. 425) bei *Cl. dipterum* übersehen worden sind. Die Zellen sind sehr zart, äußerst dünn und flach und umgeben ringförmig den Krystallkegel samt seinen Bildungszellen (Fig. 1, 2 HPZ). Sie stehen fernerhin mit der Cornea in Verbindung und sind vielleicht auch an der Bildung derselben beteiligt. Die etwa scheibenförmigen, leicht gekrümmten, wenig färbbaren, 5—7 μ großen Kerne der Hauptpigmentzellen (Fig. 1, 3 HPK) liegen in der Nähe der Krystallkegelbasis. Sie unterscheiden sich von den Kernen der Nebenzellen (Fig. 1, 2 NPK) durch

Gestalt und Größe. HESSE (16, p. 425) hat, wie früher erwähnt, weder diese noch die corneagenen Zellen ZIMMER's in seiner Abbildung von *Cloeon dipterum* gezeichnet. Bei anderen Ephemeriden scheinen dagegen auch nach HESSE's Angaben die letzteren vorhanden zu sein. So sagt er gelegentlich der Besprechung der Komplexaugen der Apterygoten¹⁾: „Alle diese Augen weichen von den Komplexaugen der meisten höheren Insekten in einem Punkte ab: in dem Vorhandensein besonderer corneagener Zellen, die sich stets in der Zweizahl für jedes Omma finden. Nur bei den Ephemeriden konnte ZIMMER (1897) mit Sicherheit im Frontauge²⁾ von *Cloeon* ♂ zwei Corneagenzellen nachweisen — ich kann sie bestätigen — und vermuthet solche auch bei den Seitenaugen, und bei *Periplaneta* fand ich Andeutungen von solchen.“ Und an einer späteren Stelle³⁾: „Nach ZIMMER sollen Corneagenzellen bei den Ephemeriden fast durchgehends vorhanden sein; Kerne derselben konnte er allerdings mit Sicherheit nur im Frontauge⁴⁾ von *Cloeon* nachweisen; dort habe auch ich sie gefunden und habe zugleich die Hauptpigmentzellen am Krystallkegel vermißt; dagegen fand ich an dem Seitenauge desselben Thieres deutliche Hauptpigmentzellen, aber keine corneagenen Zellen. Bei *Periplaneta* finde ich Andeutungen von Corneagenzellen: vor dem Krystallkegel zwei helle Bezirke mit darin gelegenen Resten von Kernen, welche sich stark färben; Hauptpigmentzellen konnte ich keine finden — auch GRENACHER bildet keine ab, bemerkt aber dazu, dass diese Zellen in dem zugrunde gelegten Präparate zu sehr zerstört waren, um wiedergegeben werden zu können; eine positive Angabe über deren Vorhandensein macht er nicht.“

Leider gibt HESSE nicht an, bei welcher *Cloeon*-Species er die corneagenen Zellen aufgefunden hat; freilich ist zu vermuten, daß ihm eine der Arten vorgelegen hat, die ZIMMER (54, p. 243 ff.) untersuchte, also *fuscatum* L., *pumilum* BURM. oder *translucidum* PICT.

Es ist also jedenfalls sicher, daß das Verhalten der einzelnen Formen bezüglich der Lage dieser in der Zweizahl auftretenden Zellelemente in den Turbanaugen ein verschiedenes ist, während sie in den Seitenaugen bei sämtlichen Ephemeriden die normale Lage an der Basis des Krystallkegels inne haben. In den Ommatidien der

~ 1) HESSE (16), p. 417.

2) = Turbanauge.

3) HESSE (16), p. 425.

4) = Turbanauge.

Seitenaugen fehlen, wie auch HESSE (16, p. 425) angibt, diese „corneagenen Zellen“ stets, ZIMMER scheint allerdings, wenn ich ihn recht verstehe, geneigt zu sein, auch hier trotz des von ihm angegebenen Vorhandenseins von Hauptpigmentzellen, corneagene anzunehmen. Er schreibt (55, p. 242): „Bei den Ephemeriden fand ich jedoch fast durchgehend den zwischen Cornea und den Krystallkegelzellen liegenden Raum deutlich zweigetheilt. Er besteht also offenbar aus zwei Zellen. Kerne konnte ich mit Sicherheit allerdings nur im Stirnauge von *Cloë* BURM.¹⁾ nachweisen, doch waren Reste von solchen verschiedentlich vorhanden. Ich gebe in fig. 20 ein solches Bild. Die granulierten Massen im Inneren der Zellen sind offenbar Kernrudimente. Es ist ja leicht möglich, daß in den Zellen, die ihre Aufgabe erfüllt haben, der Kern zu schwinden beginnt.“ Ich finde diesen Schluß nicht zwingend. Bei *Cl. dipterum* rührt nach meinen Befunden die scheinbare Zweiteilung davon her, daß sich das Plasma bei der Konservierung vornehmlich in der Mitte ansammelt, und weiterhin machen hier die von ZIMMER (54, p. 242, tab. 13, fig. 20) als Kernrudimente beschriebenen Massen keineswegs den Eindruck von Kernen.

Für *Periplaneta* (Larve!) kann ich die vorhin zitierten Angaben HESSE's (16, p. 417) bestätigen, gleich ihm fand auch ich hier zwei distale Kerne resp. Zellen, aber keine proximalen.

HESSE (16, p. 424) weist darauf hin, daß bei den Crustaceen in jedem Omma zwei Zellen vorhanden sind, nämlich die corneagenen, daß dagegen den meisten Insecten diese letzteren fehlen; dafür besitzen aber die Insecten die beiden Hauptpigmentzellen. Es liegt daher nach HESSE der Gedanke nahe, daß beiderlei Zellen gleichen Ursprunges sind und daß die corneagenen Zellen der Crustaceen homolog sind den Hauptpigmentzellen der Insecten. Dies scheint nach den weiteren Ausführungen HESSE's tatsächlich der Fall zu sein, und wir hätten, wenn dem so ist, — vorausgesetzt, daß die von ZIMMER erwähnten distalen Kernreste wirklich solche wären — in den Seitenaugen der Ephemeriden 2 Zellen mehr als bei den übrigen Insecten, und es ließe sich daher die Homologisierung zwischen den corneagenen Zellen der Crustaceen und den Hauptpigmentzellen der Insecten nicht aufrecht erhalten.

Von den Nebenpigmentzellen (Fig. 1 NPZ), die, wie ZIMMER (54, p. 245) bereits mitteilt, distal kolbenförmig verdickt sind und

1) Im Sinne der älteren Autoren.

deren Kerne (Fig. 1, 2 *NPK*) schmal und langgestreckt sind, gehören 16—20 zu einem Omma; bei ZIMMER (54, p. 242) finden wir über die Zahl nur die Angabe, daß sie bei den einzelnen Formen „meist in großer Anzahl vorhanden sind“. Das auf die Nebenzellen beschränkte gelbe Irispigment variiert an Menge außerordentlich; es liegt an der Basis des Krystallkegels (Fig. 1 *IP*).

Die Retinulae der einzelnen Ommatidien sind entsprechend der bedeutenden Höhe des Auges sehr gestreckt, ihre Länge beträgt in der Augenmitte ca. 276 μ . ZIMMER (54, p. 244) unterscheidet bei den von ihm untersuchten *Cloeon*-Arten¹⁾ in den Turbanaugen derselben zwei Abschnitte, einen distalen „Kernteil“ und einen proximalen „Rhabdomteil“, die durch einen dünnen Faden miteinander verbunden sind. Das Gleiche fand ich bei *Cloeon dipterum*. Der Raum zwischen den beiden genannten Abschnitten ist von einer Flüssigkeit erfüllt, die ihrer Beschaffenheit nach mit Leibeshöhlenflüssigkeit identisch zu sein scheint.

Proximalwärts ist die Retina durch die Membrana fenestrata (Basalmembran) begrenzt, durch welche Tracheen eindringen, die die Retinula umgeben und nach den Angaben ZIMMER'S (54, p. 245) am distalen Ende blasenartig aufgetrieben sind. Diese blasigen Auftreibungen sollen nach ihm den Rhabdomteil etwas überragen. An eben ausgeschlüpften Imagines ist der Aufbau der Retinula aus sieben Zellen am Rhabdomteil sehr leicht erkennbar, wie aus den Figg. 4 u. 5 ohne weiteres ersichtlich ist. Am distalen Ende dieses Abschnitts, also an jener Stelle, an der sich die blasenartig erweiterten Abschnitte der Tracheen nach ZIMMER (54, p. 245) und CARRIÈRE (5, p. 481) finden würden, ist das Plasma der Retinulazellen sehr feinkörnig und färbt sich schwach mit Hämatoxylin, weiter proximalwärts bietet es ein etwas verschiedenes Aussehen, an manchen Stellen sind die Zellen deutlich vacuolisiert, an anderen bildet das Plasma einen oder einige Klumpen innerhalb der Zellen und färbt sich durch die Einwirkung des Eosins mehr rötlich. Bei Tieren, welche längere Zeit nach dem Ausschlüpfen getötet wurden, lassen sich die Zellgrenzen in den proximalen Partien nur mehr schwierig feststellen (Fig. 6), und in den distalen (Fig. 7, 8) ist ein größerer vacuolenartiger Raum aufgetreten, der nach meinen Untersuchungen ZIMMER die blasigen Tracheenaufreibungen vorgetäuscht hat. Höchst feine Tracheen sind allerdings in der Umgebung der

1) *Cloeon* im Sinne der älteren Autoren.

Retinulae in großer Anzahl (Fig. 6 *Tr*) vorhanden, doch enden sie, wie ich sicher zu erkennen vermochte, in einiger Entfernung von dem vacuolenhaltigen, etwas verbreiterten Teile der Zellen.¹⁾ Hier schließen die Retinulae, wie auch aus Fig. 5 zu erkennen ist, dicht aneinander. ZIMMER (54, p. 246—247) fand, daß direkt oberhalb der Membrana fenestrata jede Retinula von 10—12 ziemlich großen, sich stark färbenden Kernen umgeben ist, über deren Bedeutung er im Unklaren blieb, er vermutet nur, daß sie möglicherweise nervöser Natur seien. Diese Kerne, die ich auch bei *Cl. dipterum* fand, gehören den Tracheen an und scheinen im Inneren des Auges auf diese Stelle beschränkt zu sein.

HESSE (16, p. 428; vgl. tab. 20, fig. 79 u. 82) hat bei einer Reihe von Nachtfaltern (*Sphinx ligustri* L., *Sphinx euphorbiae* L., *Macroglossa stellatarum* L., *Plusia gamma* L.) nahe dem distalen Ende des dicken Rhabdomteiles eine besondere Membran, die er als Schaltmembran bezeichnet, vorgefunden. Er ist geneigt, anzunehmen, „dass die Schaltmembran der ursprünglichen Basalmembran der epithelialen Augenanlage entspricht.“ Er wird zu dieser Ansicht durch das Verhalten der Tracheen geführt. „Diese feinen Tracheenästchen in der Umgebung des Rhabdoms“, sagt HESSE (16, p. 429), „liegen alle proximal von der Schaltmembran; wenn wir nun diese als innere Grenze der ursprünglichen epithelialen Augenanlage ansehen, so dringen die Tracheen hier also nicht in ein Epithel ein, sondern verbreitern sich unter demselben. Die Angabe, dass auch bei Tagschmetterlingen und Libellen Tracheenäste in das Komplexauge eindringen, bedarf der Revision. Hier würden die Tracheen in das Epithel eintreten — was zwar nicht undenkbar ist (wir brauchen nur an die intraepithelialen Blutgefäße zu denken) aber sicher ungewöhnlich.“ Meine entwicklungsgeschichtlichen Befunde haben mir nun gezeigt, daß die Grenzmembran (Basalmembran) des ausgebildeten Auges der Basalmembran der epithelialen Augenanlage entspricht und daß demnach die Tracheen hier (*Cl. dipterum*) tatsächlich zwischen die Epithelzellen des Auges eintreten. Und mit Rücksicht hierauf scheint es mir naheliegend, anzunehmen, daß auch bei den Schmetterlingen die Grenzmembran und nicht die Schaltmembran der Basalmembran der Augenanlage entspricht und daß die Schaltmembran dadurch zustande kommt, daß die Retinulazellen benachbarter Ommen

1) Eine auffallende Ähnlichkeit in der Anordnung der Tracheen zeigt *Deilephila euphorbiae*, wie aus den Abbildungen, welche von LANG (31, p. 476, 477, fig. 42Bf, fig. 42C) gegeben wurden, hervorgeht.

miteinander verschmelzen. Ein Anfang ist sozusagen bei *Cl. dipterum* gemacht, insofern sich ungefähr an derselben Stelle, an welcher bei den genannten Schmetterlingen die Schaltmembran gelegen ist, die Retinulazellen, wie erwähnt, innig berühren und durch keine Zwischenräume mehr voneinander getrennt werden (Fig. 5).

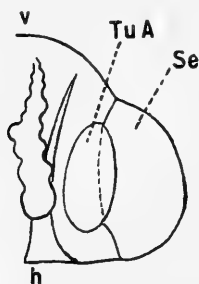
Das bei frischgeschlüpften Exemplaren im Querschnitte sternförmige (Fig. 5 *Rh*), später aber mehr siebeneckige Rhabdom (Fig. 6 *Rh*), welches deutlich eine Zusammensetzung aus 7 Rhabdomeren erkennen läßt, verschmälert sich an der oben erwähnten Berührungsstelle der einzelnen Retinulae plötzlich und endet zugespitzt; einen Aufbau der Rhabdomeren aus Stiftchen konnte ich nicht wahrnehmen. Das gelbbraune Retinapigment (Fig. 8 *RP*) ist gleich dem Irispigment nur wenig entwickelt, es ist an die Retinulazellen gebunden und findet sich in deren basalem Teile, direkt oberhalb der Basalmembran, das Rhabdom eng umschließend. Die von ZIMMER (54, p. 244—245) in der Retinula von *Leptophlebia cincta* aufgefundenen „Nebenstäbchen“ konnte ich bei *C. dipterum* nicht beobachten.

Der etwa kelchförmige, die Spitze des Krystallkegels umschließende „Kernteil“ der Retinula (Fig. 1) läßt die sieben Retinulazellen, deren jede an dieser Stelle einen Kern enthält (*RK*), deutlich wahrnehmen. Das Zentrum dieses Abschnitts wird von einem homogenen, mit Eosin färbbaren Gebilde (Fig. 1 *RhK*), das von ZIMMER nicht erwähnt wird, eingenommen. Es handelt sich hierbei um einen allerdings wahrscheinlich nicht funktionsfähigen, distalen Teil des Rhabdoms, wie sich entwicklungsgeschichtlich sicher nachweisen läßt. Jener feine Faden (Fig. 1 *dRh*), der die beiden Retinulaabschnitte verbindet, hat bei *Cl. dipterum* eine Dicke von ca. 1 μ , eine Struktur ist an ihm bei den Imagoaugen nicht erkennbar. Ursprünglich besteht er aber, wie die Ommen der älteren Larven und auch der Subimagines zeigen (Fig. 20, 21 *dRh*), aus einem dünnen, fadenförmigen Rhabdom, umgeben von dem Plasma der Retinulazellen.

Entwicklung des Auges.

Bei sehr jungen Larven von *Cl. dipterum* bereitet das Erkennen der bekanntlich nur dem männlichen Geschlechte eigentümlichen Turbanaugen von außen her einige Schwierigkeiten, da beim ♀ an derselben Stelle des Kopfes ausgedehnte Fettmassen liegen, die eine Augenanlage vortäuschen können. Erst bei Larven, die eine Länge

von ca. 4 mm besitzen, ließ sich schon äußerlich die Anlage der Turbanaugen als solche erkennen und somit das Geschlecht der Tiere feststellen. LA BAUME (29, p. 140) sagt in bezug hierauf in seiner sehr interessanten Arbeit über die Metamorphose der Ephemeriden: „Das 19. Larvenstadium ist endlich dadurch bemerkenswert, daß nunmehr auch die sexuellen Differenzen an der Larve äußerlich sichtbar werden. Da *Cloëon* zu denjenigen Ephemeridenformen gehört, deren Männchen außer den gewöhnlichen Facettenaugen noch zwei sogenannte Turbanaugen besitzen, treten jetzt die Anlagen derselben bei den männlichen Larven zwischen den Facettenaugen hervor.“ Die von mir untersuchten 4 mm langen Larven dürften demnach wahrscheinlich dem 19. Larvenstadium entsprechen. Die Anlage erscheint bei solchen Tieren als leichte Erhabenheit von ellipsoidem oder unregelmäßig ovalem Grundriß, dessen größere Längsachse der Sagittalachse des Körpers parallel verläuft (Textfig. A *TuA*) und die sich später durch gelbliche oder hellbräunliche Färbung der Cuticula (Cornea) an dieser Stelle von den benachbarten Kopfpartien deutlich unterscheidet. Erst bei der erwachsenen Larve



Textfig. A. 1)

Rechte Hälfte eines Kopfes einer 4,5 mm langen Larve von *Cloëon dipterum* L. 51:1.

v Vorderende. h Hinterende.

wird die Anlage kalottenförmig und tritt deutlich hervor, und es sind jetzt die einzelnen Cornealfacetten zu erkennen; LUBBOCK's (34, p. 478) Angabe: „The pillared eyes are somewhat more developed, but the facets are still indicated only by the arrangement of the dots“ wird von LA BAUME (29, p. 143) dahin richtig gestellt, daß die Facetten der Turbanaugen nicht nur durch Flecke angedeutet sind, sondern auf diesem Stadium bereits als Facetten deutlich zu erkennen sind; ich kann die Beobachtung LA BAUME's bestätigen.

Bei der Häutung der Larve zur Subimago erhebt sich die Augenanlage um ein Beträchtliches, so daß nun der Abstand der Cornealfacetten vom Niveau der Cuticula der Scheitelpartien dreimal so groß geworden ist (Textfig. G), wie er bei der erwachsenen Larve war (Textfig. F), ferner ist eine Verdunklung der Färbung zu be-

1) Sämtliche Textfiguren sind schematisiert.

merken. Hiermit stimmen auch LA BAUME's (29, p. 146) Angaben überein.

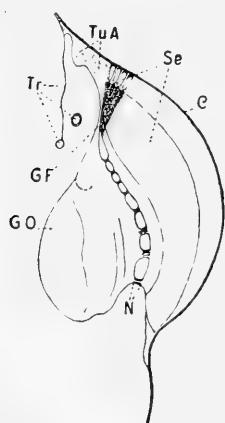
24 Stunden nach dieser Häutung findet, wie auch LA BAUME (29, p. 145) angibt, die Häutung zur Imago statt, die Turbanaugen erheben sich noch um ein weiteres Stück über die Kopffläche und nehmen schließlich eine zylindrische Form an, die kugelförmige der Subimago geht in die zylindrische, nach oben verbreiterte der Imago über. Die Verdunklung der Färbung nimmt etwas zu, die letztere ist, wie bereits eingangs hervorgehoben, der Cuticula eigen und dürfte durch das in den Augen befindliche gelbe Pigment nur wenig verstärkt werden.

Dies sind die äußerlich am Turbanauge erkennbaren Veränderungen, welche während der Entwicklung des Tieres stattfinden.

Da die erste Anlage des Turbanauges äußerlich nicht zu erkennen ist, war ich genötigt, auf gut Glück Schnitte — und zwar eigneten sich hierzu am besten Frontalschnitte — durch die Köpfe junger Larven anzufertigen. Die erste Anlage fand ich bei einem Tiere, dessen Gesamtlänge 2 mm betrug; die Flügelscheidenlänge belief sich auf 0,007 mm. Dieses Stadium entspricht ungefähr dem zehnten LUBBOCK's (34, p. 74, tab. 18, fig. 10). CARRIÈRE (5, p. 480) fand die erste Anlage der akzessorischen Augen „bei jungen Larven zu der Zeit des beginnenden ‚Puppenstadiums‘, wenn man ein solches durch die Flügelbildung bezeichnet wissen will.“ Es würden also die CARRIÈRE'schen Angaben mit meinen Befunden übereinstimmen. Anfänglich war ich geneigt anzunehmen, daß das Fortschreiten der Augenentwicklung Hand in Hand gehe mit dem der Körperlängen und der Flügelanlagen. Es stellte sich jedoch bald heraus, daß das nicht der Fall ist, daß also kleinere Individuen zuweilen erheblich weiter entwickelte Turbanaugen besitzen als größere. KIRCHHOFFER (25, p. 3) hat beim Studium der Entwicklung der Komplexaugen von *Dermestes vulpinus* FABR. ähnliche Erfahrungen gemacht, wie aus seinen Worten hervorgeht: „Es zeigt sich, daß die Entwicklung bei Individuen von vermeintlich gleichem Alter recht verschieden war. Ich nahm daher Abstand, die Entwicklungsstadien nach Zeiträumen zu benennen, nachdem ein Anhaltspunkt fehlt, nach dem der Beginn der Metamorphose äußerlich bestimmt feststellbar ist.“ Das sicherste Mittel zur Bestimmung der Entwicklungshöhe des Auges bleibt also die Messung der Dimensionen der Anlage desselben und ihrer Elemente auf Schnitten.

Am Innenrande der Seitenaugen, deren Ommatidien bereits

nahezu vollständig differenziert waren, lag bei dem 2 mm langen, schon oben erwähnten Exemplar ein etwa $31\ \mu$ breiter, $4\text{--}5\ \mu$ hoher Zellenhaufen, der gegen die Leibeshöhle durch eine zarte Membran (Basalmembran) abgegrenzt war und dessen Elemente sich von denen der gewöhnlichen Hypodermis, in welche die ganze Anlage unscharf übergeht, durch eine gestreckte Form unterschieden, wie denn auch die Kerne dieser Zellen eine gestrecktere Gestalt aufwiesen, ihre Länge betrug ca. $4\text{--}5\ \mu$, ihre Breite $1\text{--}2\ \mu$. Ließen sich die Zellen der Anlage auch nicht immer deutlich voneinander abgrenzen, so glaube ich doch auf Grund der Bilder, die mir einige Präparate gaben, annehmen zu dürfen, daß die ganze Anlage einschichtig ist und daß sämtliche Zellen noch mit der Cornea in Verbindung stehen. Die Anordnung der Kerne (Fig. 9) könnte allerdings zu der Auffassung führen, daß die Augenanlage mehrschichtig ist, doch finden wir ja vielfach in einschichtigen Epithelien mit sehr schmalen Zellen die Kerne scheinbar mehrschichtig angeordnet. Es sei mir gestattet, hier auf JOHANNSEN'S (20, p. 448—449) Beobachtungen, die derselbe bei der Entwicklung der Imagoaugen von *Vanessa urticae* L. machte, hinzuweisen, welcher ebenfalls eine Zellvermehrung und scheinbare Mehrschichtigkeit der Augenanlage bei seinem Objekte beobachtete.



Mitosen (Fig. 9 *Mi*) wurden mehrfach beobachtet, die Lage der Teilungsspindeln war eine verschiedene, senkrecht, parallel und schräg zur Längsachse der Zellen. Ein feines Tracheenstämmchen (Fig. 9 *Tr*), das sich distal in zwei Äste spaltet, zieht gegen die Augenanlage und endet dicht unterhalb derselben. Weiterhin waren auf dem Präparat einzelne lymphoide Zellen (Fig. 9 *Lz*) in den an die Hypodermis angrenzenden Räumen der Leibeshöhle sichtbar.

Textfig. B.

Frontalschnitt durch die seitlichen Partien des Kopfes einer 4 mm langen Larve. 120:1.

Die Folge dieser häufigen, scheinbar regellosen Zellteilungen ist eine bedeutende Vermehrung der Zellen, und in direktem Zusammenhang hiermit steht, wie mir scheint, die alsbald auftretende Ausbildung eines nach innen vorspringenden, im weiteren Verlaufe der Entwicklung sich allmählich medianwärts verschiebenden Wulstes,

wie aus Textfig. B ersichtlich ist. Zwischen je zwei Häutungen verschwindet stets dieser Wulst, da infolge der zugleich auftretenden Größenzunahme der gesamten Oberfläche der von der Cuticula ausgeübte Druck zunächst aufgehoben wird, um dann bei dem Weiterwachsen der Anlage wieder ausgeübt zu werden.

Das nächste Stadium, welches ich beobachten konnte, bezieht sich auf eine 3,5 mm lange Larve und ist in Fig. 10 dargestellt. Auch andere Präparate von Larven, die eine Länge von 2,8—4 mm hatten, boten ähnliche Bilder. Man erkennt, daß in den der Mediane zugewandten Partien der Anlage die Anordnung der Kerne bzw. Zellen eine ähnliche ist wie in Fig. 9. In den an das Seitenauge anschließenden Partien tritt dagegen eine bestimmtere Gruppierung der 6 μ langen Kerne auf, insofern man mehr distal gelegene Kerngruppen (Fig. 10 *KK* + *PK*) und mehr proximal gelegene (Fig. 10 *RK*) unterscheiden kann, deren Anordnung anscheinend eine unregelmäßige und nicht gruppenweise ist. Ob das Auge zu dieser Zeit tatsächlich zweischichtig geworden ist oder ob die proximal gelegenen Zellen noch durch feine Fortsätze mit der Cornea in Verbindung stehen, war mir zu entscheiden nicht möglich.

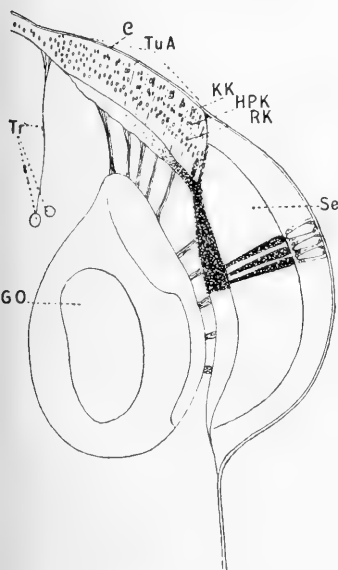
Die Lagerung der Elemente ist auf diesem Stadium und auch auf den späteren eine außerordentlich dichte, und eine Lockerung der Hypodermis-Elemente, wie sie JOHANNSEN (20, p. 449) am Facettenauge von *Vanessa* beobachtete, habe ich niemals gefunden. Ich möchte weiterhin darauf hinweisen, daß die an das Seitenauge stoßenden Partien in ihren proximalen Teilen ein dunkles Pigment führen, ähnlich dem, wie es im Seitenauge sich vorfindet; man könnte daher geneigt sein, anzunehmen, daß diese Partien zur Vergrößerung des Seitenauges beitragen und nicht dem Turbanauge angehören. Es ist allerdings nicht unwahrscheinlich, daß einige dieser in Bildung begriffenen Ommatidien tatsächlich in Beziehung zum Seitenauge treten, der größere Teil der pigmentierten Zellen geht aber in die Bildung des Turbanauges ein, wie sich aus späteren Entwicklungsstadien, in denen die Scheidung der beiden Augen schon eine vollständig scharfe ist, ergibt. Denn auch da findet man noch, daß die an das Seitenauge anstoßenden Partien des Turbanauges dunkles Pigment führen, das in manchen Fällen auch späterhin (Subimago) noch vorhanden ist, sich dann zusammenballt und schließlich vollständig verschwindet (Imago).

Um diese Zeit läßt sich ferner eine Verbindung der lateralen Partie der Augenanlage mit dem Ganglion opticum feststellen.

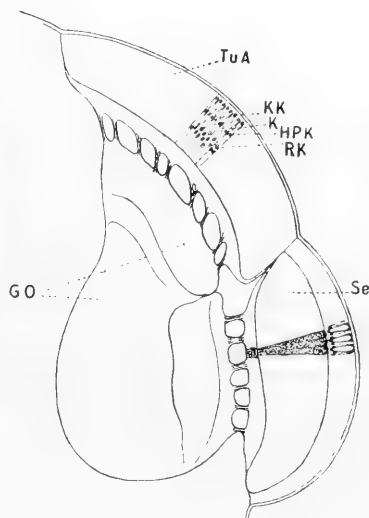
Es wurde oben darauf hingewiesen, daß die Grenze zwischen dem Seitenauge und der Anlage des Turbanauges zu dieser Zeit keine scharfe ist. In dieser Hinsicht befinde ich mich im Gegensatz zu CARRIÈRE (5, p. 480), welcher sagt: „Es besteht kein Zusammenhang oder Übergang zwischen den Ommatidien beider Augen. Das Gattungsauge ist zu dieser Zeit längst ein vollkommen ausgebildetes abgeschlossenes Organ.“

CARRIÈRE (5, p. 480) macht ferner die Angabe, daß die Umbildung der Epithelzellen in Ommatidien im Zentrum der Anlage, wenn dieselbe eine gewisse Ausdehnung erreicht hat, beginnt und gegen die Peripherie fortschreitet, so daß „in dem nun linsenförmigen Organ in der Mitte zwei, am Rande nur eine Schicht von Kernen in allmählichem Übergange sichtbar sind. So treten auch später im Centrum zuerst die Krystallkegel, Retinulae und Rhabdome auf, bis schließlich alle Ommatidien die gleiche Ausbildung und Größe erlangt haben.“ Diesen Angaben CARRIÈRE's kann ich insofern beistimmen, als die schärfere Differenzierung der Ommatidien in Krystallkegelzellen, Pigmentzellen und Retinulazellen tatsächlich in den zentralen Partien des Auges erfolgt; ich habe jedoch schon oben darauf hingewiesen, daß in den früheren Stadien der Entwicklung (Fig. 10) diejenigen Ommatidien, welche dem Seitenauge unmittelbar benachbart sind, zunächst in ihrer Ausbildung vorseilen, so daß man auch hier die ersten wohldifferenzierten Ommen antreffen müßte. Das ist jedoch nicht der Fall. An dieser dem Seitenauge benachbarten Stelle bemerken wir nämlich auch außer der Gruppierung eine lebhaft Vermehrung der Zellen, wie aus den mitotischen Teilungen derselben gerade an dem Grenzbezirk zwischen der Anlage des Turbanauges und dem Seitenauge hervorgeht. Im übrigen vergrößert sich die Augenanlage gegen die Medianlinie zu, so daß ihre Breite nun $125\ \mu$ beträgt, und dann macht sich eine leichte Konvexität nach außen hin an ihr bemerkbar, wie aus Textfig. C ersichtlich ist. Dieses Stadium scheint mir insofern von Bedeutung zu sein, als aus ihm die zuerst im Zentrum der Anlage erfolgende Differenzierung der Ommatidien verständlich wird. Durch die erwähnte Vermehrung der Zellen wird in diesem Grenzbezirk augenscheinlich eine Verschiebung der in Bildung begriffenen Ommen gegen das Zentrum der Anlage bedingt, so daß auf einem etwas späteren Stadium, wie es in Textfig. D dar-

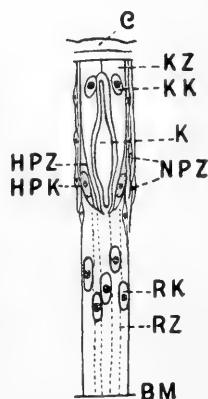
gestellt ist, tatsächlich die ersten gut charakterisierten Ommen in den zentralen Bezirken der Augenanlage angetroffen werden, während in den peripheren die Ausbildung derselben noch nicht so weit vorgeschritten ist. In dem in Textfig. D abgebildeten Stadium erscheint nunmehr die Wölbung des Auges nach außen scharf ausgesprochen, und weiterhin grenzt sich jetzt das Turbanauge allseitig schärfer als bisher von dem umgebenden Gewebe, also dem Epithel und dem Seitenauge, ab, man bemerkt auch, daß es sich etwas unter das letztere schiebt.



Textfig. C.



Textfig. D.



Textfig. E.

Textfig. C. Frontalschnitt durch die seitlichen Partien des Kopfes einer 4,5 mm langen Larve (entsprechend dem Stadium von Textfig. A). 120:1.

Textfig. D. Frontalschnitt durch die seitlichen Partien des Kopfes einer 6 mm langen Larve (entsprechend dem Stadium von Textfig. E und Fig. 11, 12. 120:1.

Textfig. E. Schema eines Ommatidiums vom Turbanauge einer 6 mm langen Larve, entsprechend dem Stadium von Textfig. D u. Fig. 11, 12. 610:1.

Die in den mittleren Partien der Augenanlage befindlichen schon in allen ihren Teilen gut ausgebildeten $69\ \mu$ hohen und $5\ \mu$ breiten Ommen zeigen Bilder, wie sie in den Fig. 11, 12, ferner in Textfig. E dargestellt sind. Der $27\ \mu$ lange, in seiner Mitte $3\text{--}4\ \mu$ breite, ungefähr spindelförmige Krystallkegel (Fig. 11 K) besteht aus einer homogenen Substanz, in der sich einige stärker licht-

brechende Körnchen befinden und welche sich bei Hämatoxylin-Eosin-Färbung blau, bei Tinktion mit Eisenhämatoxylin intensiv schwarz färbt. Außer den SEMPER'schen Zellen (*KZ*), deren Kerne (*KK*) noch ziemlich weit entgegen dem späteren Verhalten von der Cornea abgerückt sind, finden wir Haupt- und Nebenzellen (*HPZ* und *NPZ*) deutlich differenziert, die ersteren sind auch jetzt schon trotz des bestehenden Pigmentmangels in beiden von den letzteren leicht zu unterscheiden; sie liegen an der Basis des Krystallkegels resp. der Krystallkegelzellen, und ihre verhältnismäßig großen Kerne umschließen einen sehr ansehnlichen Nucleolus, während die Nucleoli der erheblich kleineren Nebenzellen von unbedeutender Größe sind. Die $31\ \mu$ hohen Retinulae sind von gleichmäßig zylindrischer Gestalt, und die Kerne der 7 Retinulazellen liegen ungefähr in halber Zellhöhe. Ob auf diesem Stadium ein Rhodom bereits ausgeprägt ist, läßt sich noch nicht mit voller Bestimmtheit sagen, allerdings macht sich in der Achse der Retinulae ein dunkler Faden bemerkbar (*Rh*), den ich für die Rhabdomanlage halte. Ich möchte noch betonen, daß die einzelnen Elemente, wie aus Fig. 11 ersichtlich ist, sowie auch die benachbarten Retinulae nicht immer deutlich sich voneinander abgrenzen lassen, es ist vor allen Dingen die Form, Größe, Beschaffenheit und Lage, ferner die verschiedene Tinktionsfähigkeit des Plasmas und der Kerne, welche eine Handhabe zur Bestimmung der einzelnen Zellen bietet. Wenn wir uns den seitlicheren Partien des Auges zuwenden, so fällt zunächst die immer geringer werdende Größe der Krystallkegel in die Augen, bis sie schließlich nur mehr ein nadelförmiges, kleines Gebilde darstellen. Der anfänglich noch deutlich erkennbare Unterschied zwischen Haupt- und Nebenzellen verwischt sich mehr und mehr, und schließlich verschwindet auch die Zweischichtigkeit der ganzen Anlage sowie die regelmäßige Gruppierung der Kerne. In bezug auf die Pigmentzellen wird von CARRIÈRE (5, p. 480) behauptet, daß dieselben aus der proximalen Zellenlage hervorgehen, während KIRCHHOFFER (25, p. 11) für *Dermestes* angibt, daß die Kerne dieser Zellen der distalen Kernzone angehören. Ich schließe mich der Ansicht KIRCHHOFFER's für mein Objekt an und glaube mit Bestimmtheit behaupten zu können, daß, wenn die Differenzierung der ursprünglich einschichtigen Anlage in zwei Schichten durchgeführt ist, aus der proximalen nur die Retinulazellen hervorgehen.

In der Folge wird die Trennung der einzelnen Ommatidien von-

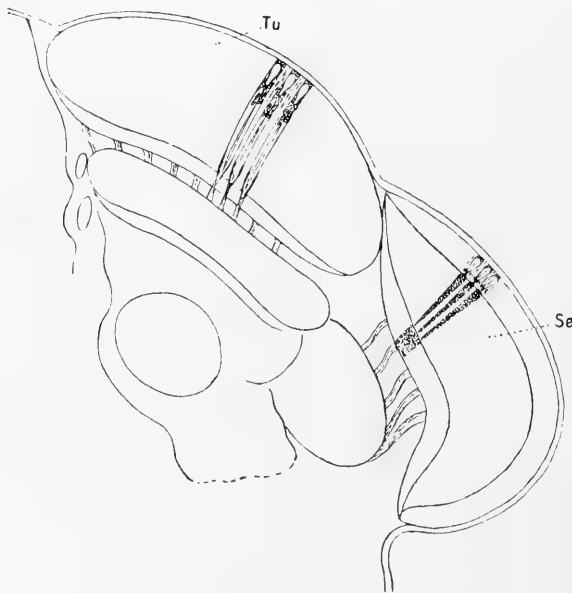
einander eine schärfere, und es treten zwischen ihnen Tracheen-ästchen (Fig. 19 *Tr*) deutlich hervor. Die Zahl der die Basalmembran durchbrechenden und längs der Retinulazellen bis zu etwa zwei Drittel ihrer Höhe sich erstreckenden Tracheen ist eine ziemlich bedeutende (20) in der Umgebung jedes Ommas. Diese Tracheen sind sehr zart, sie stammen aus dem unterhalb der Basalmembran befindlichen Tracheenplexus. Die Mehrzahl ihrer Kerne ist unterhalb der Basalmembran gelegen (Fig. 19), auf früheren Stadien sind sie in Haufen angeordnet (Fig. 22). Einige der distal von der Basalmembran gelegenen Kerne, von denen ZIMMER (55, p. 246) vermutet, daß sie nervöser Natur seien, waren mit Sicherheit als den Tracheen zugehörig zu erkennen, so daß die Vermutung besteht, daß dies auch für die übrigen Kerne gilt und daß nur die ungünstige Lage die Zugehörigkeit zu einem Tracheenstamme nicht leicht erkennen läßt. Die Kerne der Retinulazellen, die bis jetzt ungefähr die Mitte der Zellen eingenommen haben (Fig. 11 u. Textfig. E *RK*), rücken nunmehr an das distale Ende derselben (Fig. 18, 19, 20 *RK*), und es erfolgt um diese Zeit auch die Bildung des Pigments. Es tritt in Form kleiner Tröpfchen vornehmlich in der Nähe der Kerne, also im distalen Teile der Zellen, auf (Fig. 18 *RP*), um späterhin proximalwärts zu wandern und sich direkt oberhalb der Basalmembran in der Umgebung des Rhabdoms anzuhäufen (Fig. 19, 20, 21). Auffällig ist es, daß nach der Ansammlung des Pigments an der genannten Stelle ansehnliche Vacuolen (Fig. 19 *V*) auftreten, die längere Zeit hindurch erhalten bleiben, schließlich aber verschwinden. Das Rhabdom, welches bis jetzt nur undeutlich wahrgenommen werden konnte, ist erst nach weiteren Häutungen der Larve und weiterem Wachstum des Auges bis zu einer Tiefe von ungefähr $135\ \mu$ deutlich kenntlich, und zwar zeigt es bereits jene eigenartige Form, die ich schon bei der Beschreibung der Elemente des Imagoauges erwähnt habe und die bisher nicht beobachtet worden zu sein scheint (Fig. 20). Von der Basalmembran bis ungefähr zum Beginn des distalen Drittels ist es gleich breit (Fig. 20 *Rh*), um sich dann allmählich zu einem feinen Faden zu verdünnen (Fig. 20 *dRh*), der sich erst an der Basis des Krystallkegels zu einem kegelförmigen Gebilde erweitert (Fig. 20 *RhK*). Es ist also hier bereits jener dünne Rhabdomfaden angedeutet, der später bei der Imago in größerer Ausdehnung vorhanden ist.

Die Länge eines Ommas, wie in Fig. 19 dargestellt, beträgt $93\ \mu$, wovon auf die Retinula $60\ \mu$ entfallen.

Das Plasma der SEMPER'schen Zellen ist in seinem oberen Teile granuliert und färbt sich mehr bläulich, während es in den etwas tieferen Partien und in der Umgebung des Kernes homogener erscheint und rot gefärbt ist und zwar in demselben Ton wie der Krystallkegel.

Weitere Veränderungen betreffen dann die Krystallkegelkerne, die, wie die Figg. 18 u. 14 zeigen, zu Seiten des Krystallkegels lagen und die nun distalwärts rücken, so daß sie ganz dicht an die Cornea anschließen (Fig. 20, 17).

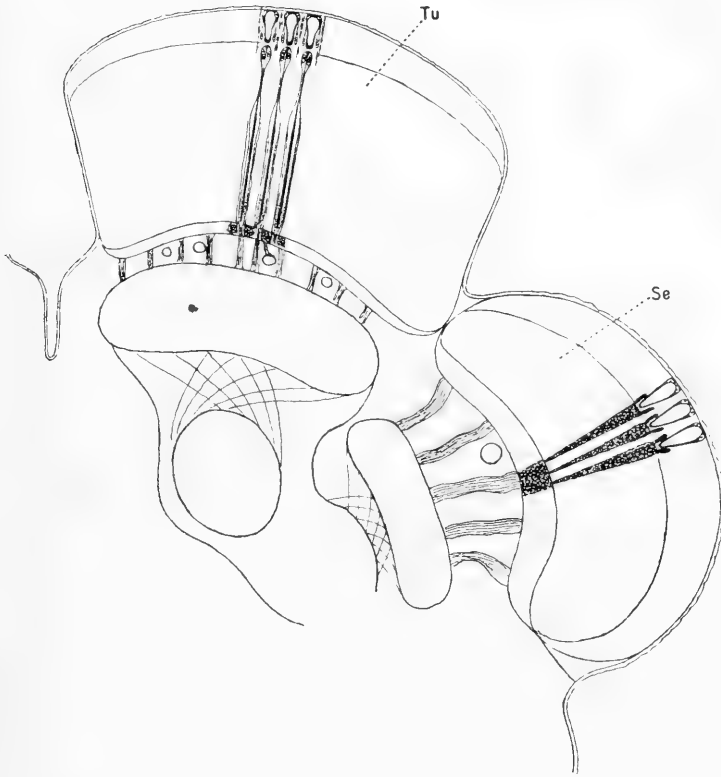
Der distale Fortsatz des Krystallkegels (Fig. 18) verkürzt sich mehr und mehr (Fig. 19), bis er schließlich ganz schwindet, die Breite des Kegels nimmt dagegen bedeutend zu. In seinem Innern läßt sich eine kompaktere, stark färbbare Partie erkennen, die periphere Zone ist allem Anscheine nach weniger dicht und weniger stark tingierbar. Der Krystallkegel hat in diesem Stadium bereits seine künftige Gestalt angenommen (Fig. 20 K). Ein Präparat von einem weiteren etwas älteren Exemplar zeigt diese Verhältnisse noch deutlicher (Fig. 17).



Textfig. F.

Frontalschnitt durch die seitlichen Teile des Kopfes einer 8 mm langen Larve (Stadium wie Fig. 20). 120:1.

Diese Ausbildung erreicht das Turbanauge mit Abschluß des Larvenstadiums (vgl. auch Textfig. F); die weiteren Veränderungen betreffen vornehmlich die Retinula.



Textfig. G.

Frontalschnitt durch die seitlichen Teile des Kopfes der Subimago.
120:1.

Vor der Häutung der Larve (oder Nymphe) zur Subimago liegen die Ommatidien des larvalen Turbanauges außerordentlich dicht gedrängt nebeneinander; die Cornea ist stark gefaltet und zwar in der Weise, daß zwischen den Ommen Einsenkungen deutlich bemerkbar sind (Fig. 20, 17 C), und ebenso ist in der Umgebung des ganzen Turbanauges eine ringförmige Einsenkung entstanden. Bei der Häutung, die ich mehrmals beobachten

konnte,¹⁾ platzt (infolge des Tonus der Zellen) die alte, larvale Cornea, und das Auge erhebt sich um ein bedeutendes Stück über die Scheitelfläche; und zwar handelt es sich, wie schon CARRIÈRE (5, p. 481) angibt, um jenen Teil, welcher die Krystallkegelpartie und die Retinulakerne enthält, während der proximale Retinularteil seine ursprüngliche Lage beibehält. Die Retinula erhält also eine langgestreckt flaschenförmige Gestalt (Fig. 21 *RZ*, Textfig. G); an der Stelle, an welcher der „Rhabdomteil“ in den „Fadenteil“ übergeht, ist sie etwas verbreitert, worauf schon bei der Besprechung des Baues der Imagoaugen hingewiesen wurde. Die Räume zwischen den Zellen sind von einem Plasmagerinnsel erfüllt, das wahrscheinlich den Nebepigmentzellen zugehört, aber nicht mit einer „feinkörnig gerinnenden Masse“, wie CARRIÈRE (5, p. 481) behauptet und wie es später bei der Imago der Fall ist.

Das gesamte Turbanauge hat jetzt eine Tiefe von ca. 235 μ , die einzelnen Ommatidien haben sich also um 100 μ ausgedehnt und zwar nur auf Kosten der Breite der distalen Retinulapartien, an welcher Stelle das Plasma, wie in Fig. 20 durch den Ton angedeutet ist, sich durch intensivere Färbbarkeit und demnach wohl auch durch eine von dem übrigen abweichende Beschaffenheit auszeichnet. Sehr instructive Bilder über die Lage der einzelnen Elemente zueinander geben Querschnitte durch Ommen der Subimago (Fig. 13, 15, 16). Ein Schnitt in der Ebene der Krystallkegelbasis läßt deutlich die beiden mondformigen Hauptpigmentzellen erkennen (Fig. 15); der Krystallkegel erscheint hier noch angeschnitten, rings um das Omma befinden sich in derselben Ebene die zahlreichen Nebepigmentzellen. Ein weiterer, proximalwärts geführter Schnitt (Fig. 16) läßt nur mehr die Enden der 4 SEMPER'schen Zellen erkennen, die einen kreuzförmigen Querschnitt zeigen. Von den Haupt- und Nebepigmentzellen sind nur mehr die basalen Enden zu sehen. Fig. 13 stellt einen Schnitt dar, der in Höhe der Basalmembran geführt ist, es sind die basalen Partien der Retinulazellen und des Rhabdoms, ferner die zahlreichen Tracheenäste, welche die Retinula umgeben und infolge der großen Zahl seitlich flachgedrückt erscheinen, deutlich zu erkennen.

Bereits ca. 24 Stunden²⁾ nach der Häutung zur Subimago kommt

1) Bezüglich der übrigen, sich nicht auf das Auge beziehenden Einzelheiten der Häutungen, von denen ich den größten Teil bestätigen kann, vgl. LA BAUME (29), p. 141.

2) LA BAUME (29), p. 145.

es zum Ausschlüpfen der Imago; auch jetzt treten einige wesentliche Veränderungen auf, wie ein Vergleich mit dem eingangs geschilderten Bau des Imagoauges mit dem eben skizzierten Auge der Subimago ergibt. Diese Veränderungen beziehen sich hauptsächlich auf eine weitere Vergrößerung des Auges in der Verlängerung der Ommen. Das ganze Auge wird also, wie bereits oben erwähnt, noch höher; ein Ommatidium hatte bei der Subimago eine Länge von $235\ \mu$, während jetzt (Imago) die Ausdehnung desselben (Basalmembran—Cornea) $370\ \mu$ beträgt. Die Streckung betrifft vornehmlich den schon verdünnten Teil der Retinula; sie wird an dieser Stelle noch dünner, gegen früher ($2,5\ \mu$) beträgt die Breite nun nur mehr $1\ \mu$; der dünne Teil setzt sich sowohl gegen den Kernteil als gegen die proximale, breite Retinulapartie plötzlich ab, ferner kann man nun nicht mehr an diesem dünnen Teile das Plasma vom Rhabdom unterscheiden, was bei der Subimago noch möglich war.

Die Veränderungen während der Umwandlung der Subimago zur Imago betreffen die Cornea, welche eine auffallende Verdickung erfährt (Fig. 1 C) — sie hat nun eine Dicke von $14\ \mu$ gegenüber $2\text{--}3\ \mu$ bei der Subimago —, fernerhin sind die Krystallkegelkerne (Fig. 1 KK) von der Cornea auch ziemlich abgerückt (der Abstand beträgt $18\ \mu$), wodurch es zur Bildung des Pseudoconus kommt und eine weitere Verlängerung des Ommas erzielt wird. An dieser Stelle sollen bei *Leptophlebia* die corneagenen Zellen gelegen sein. Aus der bisherigen Darstellung erhellt dagegen, daß bei *Cl. dipterum* die Hauptpigmentzellen mit ihren Kernen (Fig. 1 HPK) nach wie vor an ihrem Platze an der Basis des Krystallkegels bleiben.

Während des Ausschlüpfens der Imago dringt ferner Leibeshöhlenflüssigkeit durch die Basalmembran in das Auge ein, die sich zwischen den fadenförmigen Abschnitten der Retinulae verbreitet. Wie schon hervorgehoben, findet also das Einströmen dieser Flüssigkeit erst während der Häutung zur Imago statt. Das proximale Rhabdom verändert sich auch etwas, insofern sein Querschnitt, der bei der Subimago scharf polygonal war, jetzt wenigstens in den distalen Partien deutlich sternförmig wird. Weiterhin ist noch hervorzuheben, daß auch bei der Imago nicht alle Ommatidien vollkommen entwickelt werden, die peripheren sind rudimentär; es sind nur die Retinulae ausgebildet, die freilich etwas kürzer sind als die zentralen, jedoch keine zugehörigen Krystallkegel mehr vorhanden. Dies ist schon während der larvalen Entwicklungsstadien zu sehen und, wie bereits erwähnt, jedenfalls eine Folge des beschränkten

Raumes. Schließlich treten bald nach dem Schlüpfen die schon erörterten Degenerationerscheinungen auf, die sich zuerst in einer blasigen Auftreibung der mittleren Partien der Retinula („Tracheenblasen“) äußern.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

1. Im Turbanauge von *Cl. dipterum* sind keine Tracheenblasen vorhanden, wohl aber finden sich außerordentlich feine Tracheenäste, die aus der proximal von der Basalmembran gelegenen Tracheenzone stammen, die erstere durchsetzen, den proximalen Teil der Retinula begleiten, am Beginn ihres distalen Drittels jedoch enden.

2. Das Turbanauge von *Cl. dipterum* geht hervor aus der Hypodermis und zwar anfänglich durch einen Zellvermehrungsprozeß derjenigen Hypodermiszellen, welche dem Seitenauge benachbart sind, der dann auf die übrige Hypodermis der Scheitelpartie des Kopfes übergreift. Der hierdurch gebildete Zellenhaufen scheidet sich in zwei unscharf voneinander getrennte Schichten, von denen die distale die SEMPER'schen und Pigmentzellen liefert, die proximale die Retinulazellen bildet. Einige dieser neugebildeten Ommen dürften dem bereits fast völlig entwickelten Seitenauge angehören, so daß also die Grenze zwischen beiden Augen anfangs keine sehr scharfe ist.

3. Die Hauptpigmentzellen behalten, soweit sie anfangs als solche zu erkennen sind, während der ganzen Entwicklung des Auges ihre ursprüngliche Lage an der Basis des Krystallkegels bei. Besondere corneagene Zellen fehlen.

4. Die Erhebung der Augen über die Scheitelfläche erfolgt in zwei Abschnitten, der erste fällt in den Moment des Schlüpfens der Subimago, der zweite während des Ausschlüpfens der Imago. Im ersteren Falle geschieht die Erhebung bloß durch den Zelldruck, im zweiten Falle spielt auch das Einströmen von Leibeshöhlenflüssigkeit mit.

Graz, Juni 1914.

Maßtabelle (Längen in μ).

Turbanauge	Nymphe vor der Häutung zur Subimago	Sub- imago	Imago
Cornea			
Breite der Facette	—	22	23
Dicke der Facette	—	2—3	14
Krystallkegel			
Länge	34	42	42
Breite	7,5	12	12—13
Krystallkegelkerne, größte Breite	—	7	7
Abstand der Cornea von den Krystall- kegelzellen	—	0	17—19
Durchschnittlicher Durchmesser der Nebenpigmentfassung rings um den Krystallkegel	15	20	24
Nebenpigmentzellen			
Länge	5	5	5
Breite	2	2	2—3
Kerne der Hauptpigmentzellen (größ- ter Durchmesser)	5	6	5—7
Länge der ganzen Retinula	96	190	276
Länge des „Rhabdomteils“	—	130	131
Breite der Retinula proximal	8,7	10	10
Dicke des Retinulafadens	—	2,5	1
Länge des Rhabdoms (proximaler Teil)	—	—	103
Breite des Rhabdoms (proximaler Teil)	3	4	5—6
Retinulazellkerne			
Länge	5	7	5
Breite	—	2	3—4
Gesamttiefe des Auges (Cornea—Basal- membran)	135	235	370
Breite des Auges distal (Frontalschnitt)	420	450	520
Länge des Auges distal (Sagittal- schnitt)	—	550	600
Zahl der Cornealfacetten eines Auges	—	—	500—600

Literaturverzeichnis.

(Die mit * bezeichneten Arbeiten waren mir nicht zugänglich.)

1. BERGER, E., Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 1, 1878, p. 1—48, tab. 1—5.
2. BERLESE, A., Gli Insetti, Vol. 1, Embriologia e morfologia, Milano, 1909.
3. BERNHARD, C., Über die vivipare Ephemeride *Cloëon dipterum* L., in: Biol. Ctrbl., Vol. 27.
4. CARRIÈRE, J., Die Sehorgane der Tiere, München u. Leipzig, 1885.
5. —, Kurze Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane, in: Zool. Anz., Jg. 9, 1886, p. 479—481.
6. —, Bau und Entwicklung des Auges der zehnfüßigen Crustaceen und Arachnoideen, in: Biol. Ctrbl., Vol. 9, 1890.
7. CIACCIO, C. V., Sopra la notomia minuta degli occhi della *Cloë diptera*, in: Rend. Accad. Sc. Bologna, 1880—1881, p. 71—81.
— Referat in: Bull. Soc. entomol. ital., Vol. 14, 1882, p. 154.
8. CLAPARÈDE, E., Zur Morphologie des zusammengesetzten Auges bei den Arthropoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 10, 1860.
9. CLAUS, C., Der Organismus der Phronimiden, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 2, 1879, p. 59—88, tab. 1—8.
10. DIETRICH, W., Über Doppelaugen bei Dipteren, in: Zool. Anz., Vol. 32, 1907.
11. —, Die Facettenaugen der Dipteren, in: Z. wiss. Zool. Vol. 92, 1909, p. 465—539.
12. DOHRN, A., Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden, *ibid.*, Vol. 20, 1870.

13. EXNER, S., Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insekten, Leipzig und Wien, 1891, p. 1—206, tab. 1—7.
14. GRENACHER, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbes. der Spinnen, Insekten und Crustaceen, Göttingen, 1879, p. I—VIII, 1—188, tab. 1—11.
15. HERRICK, F. H., The development of the compound eye of *Alpheus*, in: Zool. Anz., Jg. 12, 1889.
16. HESSE, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 70, 1901, p. 347—473, tab. 16—21.
17. —, Das Sehen der niederen Tiere, Jena, 1908.
18. HESSE, R. und FR. DOFLEIN, Tierbau und Tierleben, Vol. 1, Der Tierkörper als selbständiger Organismus, Leipzig u. Berlin, 1910.
19. HÜBNRR, O., Neue Versuche aus dem Gebiete der Regeneration und ihre Beziehungen zu den Anpassungserscheinungen, in: Zool. Jahrb., Vol. 15, Syst., p. 461—498, tab. 28, 29.
20. JOHANNSEN, H., Die Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa urticae* L., *ibid.*, Vol. 6, Anat., 1893, p. 445—480, tab. 23—24.
21. KELLOGG, The divided eyes of Arthropoda, in: Zool. Anz., Vol. 21, 1898, p. 280.
- *22. KINGSLEY, The development of the compound eye of *Crangon*, in: Journ. Morphol., Vol. 1, No. 1, 1887.
23. KIRCHHOFFER, O., Untersuchungen über eucone Käferaugen, in: SB. Ges. naturf. Frde. Berlin, 1905.
24. —, Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer, in: Arch. Biontol., Vol. 2, 1908.
25. —, Die Entwicklung des Komplexauges nebst Ganglion opticum von *Dermestes vulpinus* F., in: Arch. Naturg., Jg. 76, 1910.
26. KŁAPÁLEK, FR., Ephemerida, in: Die Süßwasserfauna Deutschlands, Heft 8.
27. KORSCHULT, E. und K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena, 1891.
28. KOWALEWSKY, A., Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Müsciden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 45, 1887.
29. LA BAUME, W., Über die Metamorphose der Ephemeriden, in: SB. Ges. naturf. Frde. Berlin, 1909, No. 3, p. 137—153.
30. LANDOIS, H., Zur Entwicklungsgeschichte der facettirten Augen von *Tenebrio molitor* L., in: Z. wiss. Zool., Vol. 17, 1867.
31. LANG, A., Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere, 3. Aufl., Vol. 4, Lief. 4, Jena, 1914.
32. LEE-MAYER, Grundzüge der mikroskopischen Technik, 3. Aufl., Berlin, 1907.

33. LOWNE, TH., On the modifications of the simple and compound eyes of Insects, in: Trans. Linn. Soc. London, 1878.
34. LUBBOCK, J., On the development of *Cloëon dimidiatum*, *ibid.*, Vol. 24, 1864 u. Vol. 25, 1866.
35. NOTTHAFT, Über die Gesichtswahrnehmungen vermittels des Facettenauges, Frankfurt a. M., 1880.
36. PANKRATH, O., Das Auge der Raupen und Phryganidenlarven, in: Z. wiss. Zool., Vol. 49, 1890.
37. PARKER, G. H., The history and development of the eye in the Lobster, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., 1890.
38. PHILLIPS, E. F., Structure and development of the compound eye of the honey-bee, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, Vol. 57, 1905.
39. RÁDL, E., Über die morphologische Bedeutung der Doppelaugen der Arthropoden, in: Zool. Ctrbl., Jg. 9, No. 3, p. 82—83, 1902.
40. REICHENBACH, H., Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flußkrebsses, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt a. M., Vol. 14, 1886.
41. REITZENSTEIN, W. v., Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnagen von *Periplaneta orientalis* und *Cloëon*, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., p. 161—180, 8 Figg., tab. 9, 10.
42. ROSENSTADT, B., Beiträge zur Kenntnis des zusammengesetzten Auges bei den Decapoden, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 47, 1896, p. 748—770, tab. 29, 30.
43. SCHMIDT, E. O., Die Form der Krystallkegel im Arthropodenauge, in: Z. wiss. Zool., Vol. 30, Suppl., 1878.
44. SCHULTZE, M., Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten, 1868, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 3, 1867, p. 404, 2 Taf.
45. SEILER, W., Beiträge zur Kenntnis der Ocellen der Ephemeriden, in Zool. Jahrb., Vol. 22, Anat., p. 1—40, tab. 1, 2.
46. STROHM, K., Die zusammengesetzten Augen der ♂♂ von *Xenos rossii*, in: Zool. Anz., Vol. 36, 1910.
47. TIEBE, Plateaus Versuche über die Fähigkeit der Insekten, Bewegungen wahrzunehmen, in: Biol. Ctrbl., Vol. 9, p. 310.
48. VAYSSIÈRE, A., Recherches sur l'organisation des larves des Ephémérines, in: Ann. Sc. nat. (6), Zool., Vol. 13, 1882, p. 1—137, tab. 1—11.
49. WATASÉ, S., On the migration of the retinal area and its relation to the morphology of the simple ocelli and compound eyes of Arthropods, in: J. Hopkins Univ. Circ. (Baltimore), Vol. 9, p. 63—65, fig. 9, 10. — Ref. in: Zool. Jahresber. (Neapel), 1890, Arthropoda, p. 19.

50. WEISMANN, A., Die nachembryonale Entwicklung der Musciden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 14, 1864.
 51. —, Die Entwicklung der Dipteren, *ibid.*, Vol. 16, 1866.
 52. ZAVŘEL, J., Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnagen (Stemmata) von *Vespa*, Prag, 1902.
 53. —, Die Augen einiger Dipterenlarven und -Puppen, in: Zool. Anz., Vol. 31, No. 8.
 54. ZIMMER, K., Die Facettenaugen der Ephemeriden, in: Z. wiss. Zool., 1897, Vol. 63, p. 236—262.
-

Erklärung der Abbildungen.

<i>aC</i> alte Cornea	<i>PK</i> Pigmentzellkerne
<i>BL</i> blasenförmiger Teil der Retinula	<i>Ps</i> Pseudoconus
<i>BM</i> Basalmembran	<i>RF</i> Retinulafasern
<i>C</i> Cornea	<i>Rh</i> Rhabdom
<i>dRh</i> dünner Rhabdomteil	<i>RhK</i> Rhabdomkegel
<i>GF</i> Ganglienfaser	<i>RK</i> Retinulazellkern
<i>GO</i> Ganglion opticum	<i>RP</i> Retinapigment
<i>HPK</i> Kern der Hauptpigmentzelle	<i>RZ</i> Retinulazelle
<i>HPZ</i> Hauptpigmentzelle	<i>Se</i> Seitenauge
<i>IP</i> Irispigment	<i>SeO</i> Seitenaugen-Omma
<i>K</i> Krystallkegel	<i>SeP</i> Seitenaugen-Pigment
<i>KH</i> Kern der Hypodermiszelle	<i>SeZ</i> Zellen, die dem Seitenauge an- gehören
<i>KK</i> Krystallkegelzellkern	<i>Tr</i> Trachee
<i>KZ</i> Krystallkegelzelle	<i>TrK</i> Tracheenbildungskern
<i>Lz</i> lymphoide Zelle	<i>Tu</i> Turbanauge
<i>Mi</i> Zelle in mitotischer Teilung	<i>TuA</i> Turbanaugenanlage
<i>N</i> Nervenbündelschicht	<i>V</i> Vacuole
<i>nC</i> neue Cornea	<i>ZH</i> Zellen der Hypodermis
<i>NPK</i> Kern der Nebenpigmentzelle	
<i>NPZ</i> Nebenpigmentzelle	

Die Untersuchungen wurden mit einem SEIBERT-Mikroskop vorgenommen, die Abbildungen sämtlich in der Höhe des Zeichentisches gezeichnet.

Tafel 28.

Fig. 1. Längsschnitt durch den distalen Teil zweier Ommen vom Turbanauge der Imago. Obj. V, Ok. 2. 590 : 1.

Fig. 2. Querschnitt durch ein Ommatidium vom Turbanauge der Imago in Höhe des distalen Drittels des Krystallkegels. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 2. 900 : 1.

Fig. 3. Querschnitt durch 3 Ommen vom Turbanauge der Imago in Höhe der Kerne der Hauptpigmentzellen. Obj. V, Ok. 2. 590 : 1.

Fig. 4. Querschnitt durch 3 Ommen vom Turbanauge der Imago in Höhe der Auftreibungen der Retinula. Obj. VI, Ok. 0. 610 : 1.

Fig. 5. Querschnitt durch 3 Ommen vom Turbanauge der Imago in Höhe des dicken Rhabdomteiles. Obj. VI, Ok. 0. 610 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch 3 Ommen vom Turbanauge der Imago in der Retinapigmentzone. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 2. 900 : 1.

Fig. 7. Querschnitt durch 3 Ommen vom Turbanauge der Imago, ungefähr in Höhe wie Fig. 5. (Degeneriertes Exemplar.) Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 2. 900 : 1.

Fig. 8. Längsschnitt durch 3 Ommen vom Turbanauge der Imago, proximale Partie (degeneriertes Auge!). F. 5, 6, 7 = Schnittebenen entsprechend den Schnitten der Fig. 5, bzw. 6 u. 7. Obj. 5, Ok. 2. 590 : 1.

Fig. 9. Schnitt durch die linksseitige Turbanaugenanlage einer 2 mm langen Larve (Frontalschnitt). Obj. VII (Imm. $\frac{1}{20}$), Ok. 0. ca. 1000 : 1.

Fig. 10. Frontalschnitt durch die rechtsseitige Turbanaugenanlage einer 3,5 mm langen Larve (Cornea abgelöst). Obj. VI, Ok. 0. 610 : 1.

Fig. 11. 3 Ommen (das mittlere angeschnitten) der Turbanaugenanlage einer 6 mm langen Larve (Frontalschnitt). Obj. VI, Ok. 0. 610 : 1.

Fig. 12. Querschnitt durch 3 Ommen der Turbanaugen einer 5 mm langen Larve in Höhe der SEMPER'schen Kerne (ähnliches Stadium wie Fig. 11). Obj. VI, Ok. 0. 610 : 1.

Fig. 13. Querschnitt durch 3 Ommen vom Turbanauge der Subimago in Höhe der Basalmembran. Obj. VI, Ok. 0. 610 : 1.

Fig. 14. Querschnitt eines Ommas in Höhe der SEMPER'schen Kerne desselben Exemplars wie Fig. 18. Obj. VI, Ok. 0. 610 : 1.

Fig. 15. Querschnitt durch ein Omma vom Turbanauge der Subimago in Höhe der Kerne der Hauptpigmentzellen. Obj. VI, Ok. 0. 610 : 1.

Fig. 16. Querschnitt durch ein Omma vom Turbanauge der Subimago in Höhe der Krystallkegelbasis. (Der Krystallkegel ist nicht mehr getroffen.) Obj. VI, Ok. 0. 610 : 1.

Fig. 17. Längsschnitt durch ein Omma (distaler Teil, aus mehreren Ommen kombiniert) vom Turbanauge einer erwachsenen, über 8 mm langen Larve. Obj. VI, Ok. 0. 610 : 1.

Fig. 18. Längsschnitt durch ein Omma vom Turbanauge einer 7,6 mm langen Larve (kombiniert aus mehreren Ommen). Obj. VI, Ok. 0. 610 : 1.

Fig. 19. Längsschnitt durch ein Omma mit zugehöriger Partie der Tracheenzone vom Turbanauge einer 8,5 mm langen Larve. Obj. VI, Ok. O. 610 : 1.

Fig. 20. Längsschnitt durch ein Omma vom Turbanauge einer 8 mm langen Larve (älteres Stadium als Fig. 19!). Obj. VI, Ok. O. 610 : 1.

Fig. 21. Längsschnitt durch ein Omma vom Turbanauge der Subimago. (Aus mehreren Ommatidien kombiniert.) Obj. V, Ok. O. 325 : 1.

Fig. 22. Längsschnitt durch die Tracheenzone des Turbanauges einer 6 mm langen Larve, entsprechend dem Stadium von Fig. 11 und Textfig. D u. E. (Der Schnitt etwas schräg geführt, daher die Nerven und Tracheen teilweise angeschnitten erscheinen.) Obj. VI, Ok. O. 610 : 1.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Cestoden-Studien.

II. Die morphologische Bedeutung der Cestoden-Larven.

Von

Al. Mrázek in Prag.

Mit 17 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	515
1. Die morphologische Auffassung der Cestoden-Larve	516
2. Die Entwicklung des Cysticercoide von <i>Aploparakis crassirostris</i> aus <i>Lumbriculus</i>	517
3. Der Entwicklungstypus der geschwänzten Cysticercoide aus Entomo- straken	532
4. Der Entwicklungsgang einiger Cysticercoide aus <i>Gammarus</i>	535
5. Allgemeine Betrachtungen über die Bildungsvorgänge bei den verschiedenen Cestoden-Larven	544
6. Einiges über die phylogenetische Bedeutung der Cestoden-Larven	554
7. Das Problem der Orientierung des Cestodenkörpers	558
8. Die Frage der Monozootie oder Polyzootie der Cestoden	578

Einleitung.

Nach längerer Unterbrechung komme ich wieder dazu, in meinen Cestoden-Studien, deren erster Teil schon vor einigen Jahren in dieser Zeitschrift erschienen ist, fortzufahren. Vieles von dem Material lag mir schon seit Jahren fertig vor, sowohl was die Beobachtung als die zur Darstellung meiner Befunde nötigen Abbildungen betrifft. Andere bedürfen nur noch der Illustrationen, um zu einer

Publikation der zahlreichen Resultate meiner Untersuchungen schreiten zu können. Aber gerade die in neuerer Zeit gemachten Erfahrungen über einige Vorgänge an der Cestoden-Larve, und zwar an einer bestimmten Form derselben, bewogen mich, Plan und Reihenfolge meiner Studien gänzlich zu ändern. Diese neueren Beobachtungen machten es möglich, die allgemeine Auffassung der Ontogenie der Cestoden-Larve und ihrer Bedeutung für die morphologische Betrachtung des Cestodenkörpers, die ich mir schon vorläufig gebildet habe, bedeutend zu vertiefen. Ich glaube, daß meine Befunde geeignet sind, zur Lösung einiger strittiger Fragen einen definitiven Beitrag zu liefern. Deshalb habe ich es vorgezogen, die ontogenetischen Beobachtungen, die ich an verschiedenen Cestoden-Gruppen gesammelt habe, für sich zu behandeln. Ich werde daher im folgenden Teil meiner Studien eine allgemeine Schilderung der Ontogenie der Cestoden-Larve mit ihren morphologischen Konsequenzen liefern. Die mehr anatomischen Tatsachen der späteren Ausbildung der Larvenformen, eventuell auch einige speziellere ontogenetische Daten, welche nur für die betreffende Gruppe von Bedeutung sind, sowohl als auch noch manches Andere bleibt den demnächst folgenden Teilen meiner Studien vorbehalten.

1. Die morphologische Auffassung der Cestoden-Larve.

Über die morphologische Auffassung der verschiedenen Cestoden-Larven bestehen zurzeit noch viele Unklarheiten und Meinungs-differenzen. Nichts dürfte geeigneter sein zur Demonstration dieses allbekannten Zustandes, als wenn wir die Darstellung dieses Gegenstandes in den Lehrbüchern der Zoologie heranziehen, z. B. diejenige bei GROBBEN und HERTWIG.

Bei GROBBEN lesen wir in der 2. Aufl. p. 340: „Im Vergleich zum *Cysticercus* entspricht das *Cysticercoid* einem ursprünglicheren Zustande. Den *Cysticercus* werden wir als sekundär veränderte Larvenform, bei welcher die mächtige Blase des Hinterleibes zu einer umfangreichen Schutzhülle des Scolex geworden ist, aufzufassen haben.“ Dazu gehört noch eine Bemerkung auf der vorhergehenden Seite, daß die *Cysticercoid*e vornehmlich in der Leibes-höhle der wirbellosen Tiere die Bedingungen zur Entwicklung finden. Von HERTWIG will ich nur den folgenden Satz hervorheben: „Ein bei manchen *Cysticercoid*en vorkommender Schwanzanhang erinnert oberflächlich an die *Cercarien*“ (10. Aufl., p. 267).

In diesen beiden Zitaten ist nach meiner Ansicht der Kern der Sache getroffen, aber, wie ich nachzuweisen versuchen werde, die Betrachtungsweise ist in beiden Fällen vollkommen unrichtig! Zum Zweck einer übersichtlicheren Darstellung meiner eigenen Ansichten werde ich meine Arbeit in einige Kapitel teilen. Die ersten werden eine Darstellung der ontogenetischen Vorgänge bei verschiedenen Taeniaden-Gruppen bringen, die übrigen sind den allgemeinen Schlußfolgerungen gewidmet.

2. Die Entwicklung des *Cysticercoids* von *Aploparakis crassirostris*.

Dieses in der Leibeshöhle von *Lumbriculus* lebende *Cysticercoid* wurde zuerst von RATZEL aufgefunden. Ich gab dann später eine genauere Schilderung dieser Form, wodurch ein besserer Vergleich dieser eigentümlichen Form mit anderen Cestoden-Larven, insbesondere mit den normal geschwänzten *Cysticercoids*, möglich wurde und das Besondere der Form auch erst gehörig hervortrat. Das Charakteristische dieses *Cysticercoids* besteht darin, daß der Schwanzanhang nicht die einfache Form wie bei einer Anzahl anderer *Cysticercoids* besitzt, sondern zu einer Blase umgestaltet erscheint, welche den Scolex samt seiner eigentlichen Cyste umhüllt. Wir können in diesem speziellen Fall von einer Schwanzblase sprechen, und zwar mit einer viel größeren Berechtigung als bei der typischen Finne, dem *Cysticercus*. Es wird später in dieser Arbeit gezeigt, daß wir eigentlich bei dem Blasenwurm nicht von einer „Schwanzblase“ überhaupt sprechen sollten. Eine Befolgung resp. Anwendung der Prioritätsregeln auch da, wo es sich um morphologischen Vergleich handelt, scheint mir nicht angebracht. Eine ältere Bezeichnung auch dann beibehalten zu wollen, wenn sich unsere Auffassung vollständig geändert hat, nur aus dem Grunde, weil sie zufälligerweise früher angewandt wurde, hat keinen Sinn. Die Bezeichnung, die doch ein Mittel zu einem Verständnis und kein Selbstzweck ist, nützt uns später bei einem morphologischen Vergleich gar nicht, ja ist eher einem solchen hinderlich.

Schon in seinem fertigen Zustand ist das RATZEL'sche *Cysticercoid* morphologisch beachtenswert. Ich habe jedoch in der letzten Zeit Gelegenheit gehabt, auch die Entwicklung desselben zu studieren. Obgleich in den ersten Entwicklungsvorgängen noch eine Lücke bleibt, so läßt sich doch die festgestellte Entwicklungsreihe zu einem

allgemeinen Vergleich benützen. Es besteht eben nur eine Lücke in der spezielleren Entwicklung dieses Cysticercoids, aber die späteren, genauer ermittelten Entwicklungsvorgänge geben im Anschluß an die bei anderen Entwicklungstypen vorkommenden Verhältnisse Auskunft über die hier hauptsächlich in Betracht kommenden Fragen.

Ich werde jetzt zur Schilderung der Entwicklung des Cysticercoids übergehen.

Ich stieß auf diese interessante Form, nach welcher ich vor Jahren, als ich mich mit den Cestoden-Larven zu beschäftigen begann, vergebens fahndete, später mehr zufällig bei meinen Untersuchungen an *Lumbriculus*. Ich fand im *Lumbriculus* neben RATZEL'S Form noch andere Cysticercoide, die jedoch einen ganz verschiedenen morphologischen Typus repräsentieren und in dieser Arbeit nicht weiter berücksichtigt sind, aus dem einfachen Grunde, weil ich von diesem Typus keine näheren entwicklungsgeschichtlichen Daten besitze, obgleich dieselben wegen des ganz abweichenden Verhaltens des Schwanzanhangs äußerst interessant wären. Von allen den in *Lumbriculus* vorkommenden Formen, deren Zahl mit den bisherigen Funden, wie ich bestimmt annehme, keinesfalls erschöpft ist, scheint das Cysticercoide der *Apl. crassirostris* das häufigste zu sein. Dies beweist nicht nur der Umstand, daß es auch zuerst von RATZEL entdeckt wurde, sondern auch alle meine eigenen Erfahrungen. Ich habe seit dem Erscheinen meiner Arbeit in dieser Zeitschrift jedesmal, wo sich mir dazu eine Gelegenheit bot, immer nach dem Vorkommen der Cysticercoide geforscht, insbesondere auch bei meinen Besuchen zu Wittingau, in dem bekannten großartigen Teichgebiet Süd-Böhmens, wo es von Wasservögeln wimmelt. Ich habe zwar regelmäßig in *Lumbriculus* Cysticercoide gefunden, aber immer wieder nur unsere Form. Im Spätfrühling und zu Anfang des Sommers, wo meine Untersuchungen meistens ausgeführt wurden, findet man stets nur die vollkommen ausgebildete Gestalt. Dieselbe ist für mein geübtes Auge meistens ohne weiteres sichtbar, jedenfalls kann man sich aber mit einer Lupe schnell von dem Vorhandensein oder Fehlen derselben überzeugen. Es wird nicht überflüssig erscheinen, wenn ich die von mir erprobte Methode erwähne. Ich bringe einen oder auch zugleich mehrere Würmer auf einen Objektträger und sauge das Wasser fast vollständig ab, so daß die Würmer, auch wenn man den Objektträger umkehrt, nicht herabfallen oder an die Kante hinuntergespült werden können, und untersuche die Würmer schnell mit der Lupe. Man kann nämlich die Cysticercoide von der

Ventralfläche des Wirtstieres viel leichter beobachten. Die jüngeren Stadien finden sich früher im März und April, aber es ist schwer, sie aufzufinden, weil die Lokalitäten im Inundationsgebiet liegen und gewöhnlich zu dieser Zeit vom Hochwasser überflutet werden, und auch deswegen, weil die jüngeren Stadien im Wirtstier schwerer erkennbar sind. Künstliche Aufzucht durch Fütterungsversuche könnte hier behilflich sein. Ich habe solche auch versucht, aber leider ohne Erfolg, weil wahrscheinlich die aus geschossenen Schnepfen erhaltenen Eier durch die Zerfallsprodukte des Darminhalts der bereits seit längerer Zeit toten Vögel geschädigt wurden.

Das jüngste Stadium, das ich im *Lumbriculus* angetroffen habe, ist auf unserer Fig. A dargestellt. Es ist von einer milchig weißlich-gelben Färbung und deutlich durch einen Einschnitt oder eine Ausbuchtung in zwei ungefähr gleichgroße Abschnitte geteilt. Der eine dieser Abschnitte zeigt bei durchfallendem Licht deutlich einen mittleren Hohlraum. Wir haben hier die beiden wichtigen Komponenten des zukünftigen Cysticercoids vor uns: den Bandwurmkörper und die Schwanzblase.

Wie die Einstülpung des Körpers und seine Umwachsung durch die Schwanzblase geschieht, darüber vermag ich keine Auskunft zu geben. Ich fand das abgebildete Stadium in einem einzigen Stück, offenbar ein verspätetes Individuum. Jedenfalls dürfte der Vorgang sich ziemlich rasch vollziehen. Auch das Studium des Schnittbildes dieses und der nächsten Stadien ergab keine näheren Aufschlüsse, doch kann man annehmen, daß diese Einstülpung auf ähnliche Weise geschieht wie die späteren Einstülpungsprozesse an diesem und anderen Cysticercoiden, daß also die Schwanzblase eigentlich wie auch die spätere wirkliche Cyste doppelwandig ist. Eine sehr oft an späteren Stadien an fixiertem Material zutage tretende Eigentümlichkeit könnte in diesem Sinne gedeutet werden. Wir sehen z. B. besonders deutlich an unserer Fig. D., daß während der Einbettung des Objekts in Paraffin durch Schrumpfungsercheinungen die innerste Wand der Schwanzblase sich stellenweise abhebt, und wir hätten also in der Schwanzblase zwei dicht nebeneinander gelagerte Schichten, eine mächtige äußere und eine dünnere

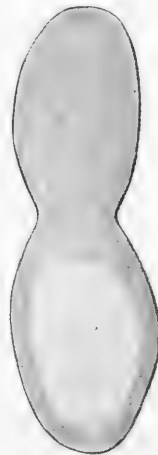


Fig. A. Jüngstes im *Lumbriculus* gefundenes Stadium des Cysticercoids von *Aploparakis crassirostris*.

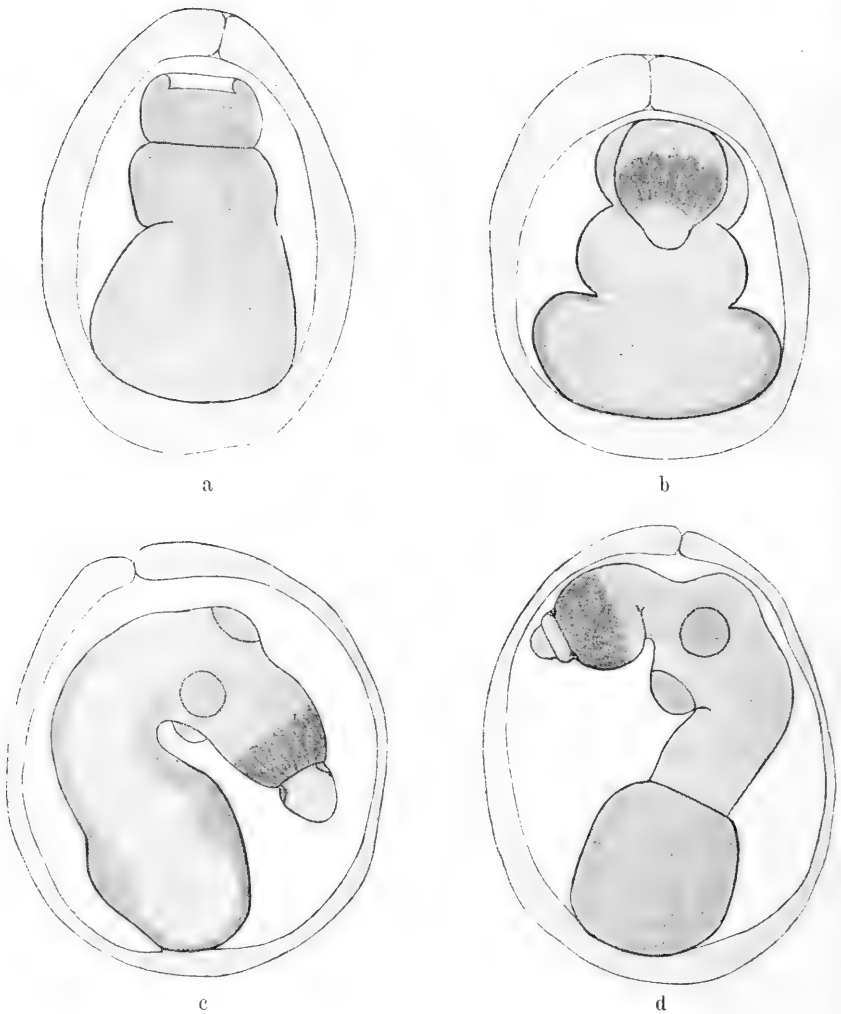
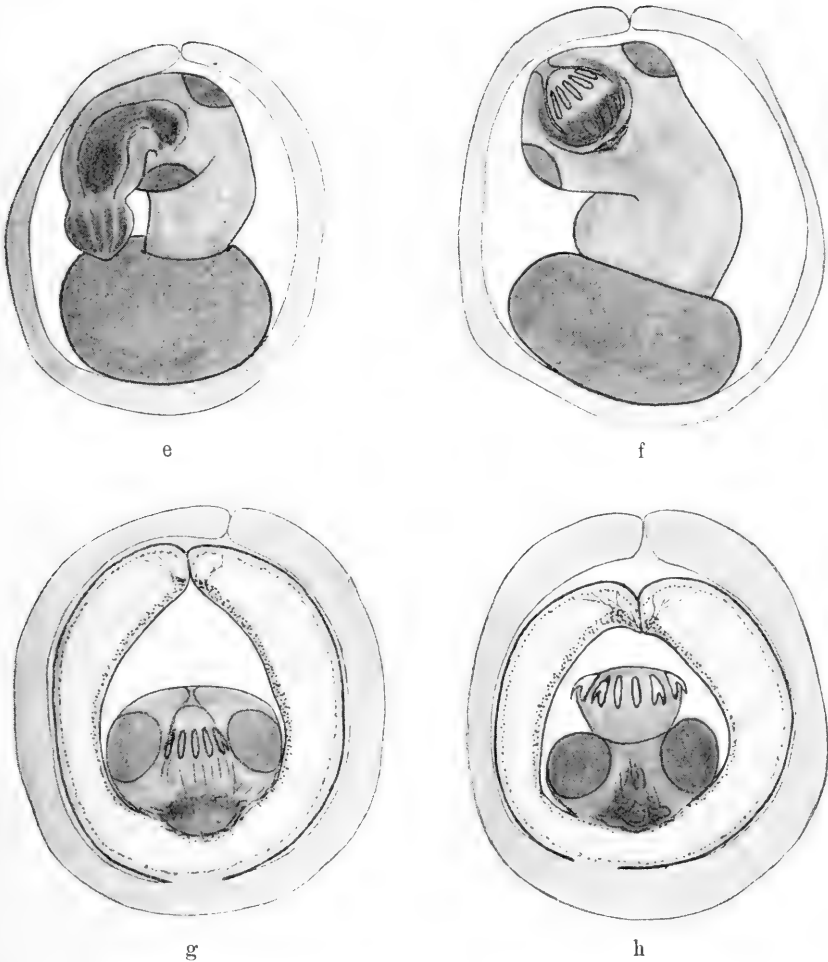


Fig. B.

Entwicklung des Cysticercoids von *Aploparakis crassirostris* aus *Lumbriculus*, nach der Einstülpung der Scolexanlage in die Schwanzblase.

innere, die durch die gedehnte Cuticula mit den zugehörigen weit voneinandergerückten Epithelialzellen und ein darunter liegendes bindegewebiges Häutchen gebildet wären.

Bei allen anderen Stadien war die Einstülpung des Körpers in die Schwanzblase schon vollzogen, doch zeigten die in verschiedenen



Würmern gefundenen Zustände sehr verschiedenes Verhalten, so daß ich von jetzt an eine geschlossene Entwicklungsreihe zusammenstellen konnte. Diese Reihe bringt unsere Fig. B in halbschematischer Behandlung. Wenn ich die Bezeichnung halbschematisch anwende, so ist damit nicht etwa gemeint, daß ich irgendwelche Änderungen vorgenommen hätte. Die Bilder sind ganz getreu nach der Natur gezeichnet, wie sie sich bei einer äußerlichen Beobachtung des unverletzten fixierten und in Cedernholzöl aufgehellten Objekts bei einer schwachen Vergrößerung ergeben, unter Weglassung der

vielleicht schon sichtbaren histologischen Einzelheiten. Übrigens sind diese Details, soweit sie für die Darstellung der Entwicklung des Cysticercoids von Belang sind, so die allmähliche Ausgestaltung der Scolexverhältnisse mit seinem Rostellum, den Saugnäpfen usw., durch die verschiedenartige Tonung, die den natürlichen Transparenzverhältnissen entspricht, wiedergegeben.

Bei a sehen wir, daß der Körper innerhalb der Schwanzblase vollkommen aufrecht steht. Er erscheint jedoch schon in die drei Abschnitte geteilt, deren Bedeutung für den weiteren Ausbau der Formverhältnisse durch einen Vergleich mit den nachfolgenden Stadien sofort klar erscheint. Die Transparenz ist im ganzen Körper überall noch fast ganz die gleiche; dieses Stadium erscheint daher viel einförmiger und blasser als die übrigen.

Eine der wichtigsten Erscheinungen, die sich im Laufe der weiteren Entwicklung zeigen, ist, daß zunächst der Körper zu wachsen beginnt und zwar recht bedeutend. Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch die Schwanzblase noch etwas heranwächst, doch da es unmöglich ist, dasselbe Individuum in seinen Veränderungen zu verfolgen, so läßt sich dies nicht genauer ermitteln. Auch die Größe der halbfertigen oder vollständig reifen Cysticercoide wechselt innerhalb gewisser Grenzen, wodurch die Deutung der Wachstumsverhältnisse erschwert wird. Das Anwachsen des Körpers geschieht in der Längsachse. Eine Folge davon ist, daß das in dieser Richtung sich ausdehnende Gebilde in dem inneren Hohlraum in seiner bisherigen Haltung nicht mehr Platz findet und sich deshalb krümmen muß (Fig. Bb). Gleichzeitig damit kommt es zu einer weiteren topographischen Abgliederung der einzelnen Regionen des Körpers. Hinten wird die spätere eigentliche Cyste deutlicher sichtbar, und diese hängt durch den Halsteil mit dem Scolex, welcher schon die einzelnen Abschnitte erkennen läßt, zusammen. In der Fig. Bb sehen wir ein solches Stadium in Flächenansicht, genau in der Medianebene nach hinten umgeschlagen. Wir sehen auch, daß in den zwei ersten Figuren des Hinterendes des Körpers, welches als Cyste zur Aufnahme der vorderen Partie des Körpers später dienen wird, der Schwanzblase breit aufsitzt. In den folgenden Figg. Bc und Bd sehen wir den Körper, obgleich die Cysticercoide ganz gleich orientiert flach liegen, zur Seite gekrümmt. Diese Stadien sind weiter gewachsen, und die früher von mir geschilderten Raumverhältnisse der Schwanzblasencyste, welche nicht eine einfache Kugel ist, bilden die Ursache für die Stellung des wachsenden Bandwurmkörpers. In

diesen Stadien schreitet die histologische Differenzierung des Scolex fort. Die Cyste läßt eine Verdichtung ihrer Wand und eine geringere Transparenz erkennen und hat sich von der Schwanzblase mehr abgeschnürt. Diese Vorgänge steigern sich noch weiter in d, und bei e sind eigentlich schon all die nötigen Umwandlungen der Larve vollzogen. Es bleibt nur die letzte histologische Differenzierung, zu welcher auch die Bildung der Rostellarhaken in ihrer definitiven Gestalt gehört, übrig. Sobald dies geschieht, und dieses Stadium führt uns die Fig. f vor, stülpt sich das Rostellum ein und der Halsteil in die Cyste. Diesen Einstülpungsprozeß, welcher wahrscheinlich rasch verläuft, stellen unsere Bilder nicht dar, doch ist dieser Vorgang von keiner größeren Bedeutung für den morphologischen Vergleich. Wir sehen aus unseren Abbildungen, daß die Strukturverhältnisse des Cystenteiles sich nach der vollzogenen Einstülpung des Vorderkörpers bedeutend geändert haben. Das kleine kompakte Gebilde ist zu einer umfangreichen doppelwandigen Blase umgestaltet, welche fast den gesamten inneren Hohlraum der Schwanzblase ausfüllt. Die beiden Wände der doppelten eigentlichen Cyste sind durch einen großen Raum voneinander geschieden. Die äußere Wand der Doppelblase bildet von nun an die eigentliche Cystenwand, welche an der vorderen Einstülpungsöffnung in die innere Wand übergeht, die in ihrem größten Teil nur dem eingestülpten Halsteil der vorhergehenden Stadien entspricht. Diese innere Wand hängt am Grunde mit dem Scolex zusammen. Die Figg. Bg und Bh differieren voneinander nur insofern, als in der einen das Rostellum eingestülpt, in der zweiten ausgestülpt ist. Da aber, wie aus der Fig. Bf hervorgeht, die Einstülpung des Rostellar-teiles den ganzen Einstülpungsprozeß einleitet, so stellen diese beiden letzten Figuren keineswegs verschiedene ontogenetische Stadien vor, sondern nur Lebensäußerungen derselben Endform.

Nachdem wir die interessante Ausbildung der äußeren Körperform geschildert haben, wollen wir uns jetzt zu den inneren anatomischen Verhältnissen wenden, wie sich dieselben an den Schnittbildern zeigen. Für unsere Zwecke sind als besonders illustrativ die Längsschnitte zu verwenden, und zwar Flächenschnitte. Für das Stadium der Fig. Ba, wo der Körper noch nicht gekrümmt erscheint, ergibt sich ein solcher Schnitt von selbst, aber auch bei den anderen folgenden Stadien, wo der Körper seitlich gekrümmt liegt, erhält man leicht Flächenschnitte, welche das ganze Gebilde seiner Länge nach treffen. Unsere Figuren sind mit Rücksicht auf

eine einfache graphische Reproduktion als Federzeichnungen in der Punkt- und Strichmanier ausgeführt, doch für unsere Bilder, welche nur eine allgemeine histologische Übersicht liefern sollen, tut das der naturgetreuen Wiedergabe des Objekts keinen Abbruch.

Das jüngste der von mir gefundenen Stadien ist abgebildet in Fig. C. Man sieht an dem Schnittbilde viel deutlicher die schon früher bei der Besprechung des äußeren Habitusbildes hervorgehobenen Eigentümlichkeiten, insbesondere die Sonderung in einen vorderen Körperabschnitt und die Schwanzblase. Die histologische Differenzierung ist noch fast vollkommen auf einem embryonalen Zustand; Anlagen der einzelnen Bildungen der vordersten Scolexpartie lassen sich wohl kaum erkennen, obgleich wir nach einem Vergleich mit anderen eingehend untersuchten Formen annehmen müssen, daß hier nicht nur die Hauptsache des Körpers längst determiniert ist, sondern auch bereits die erste Bildung der Scolexstrukturen stattfindet. Ich bin überzeugt, daß, wenn ich zahlreicheres Material von diesem Stadium besessen und auch Querschnittserien hergestellt hätte, auf den Querschnittbildern gewiß die Anlagen des Rostellums, der Saugnäpfe usw. durch Sonderung und Anhäufung der histologischen Elemente hervortreten würden. Ungefähr in der Mitte des Vorderkörpers findet sich ein kleiner Spaltraum, welcher wohl dem Hohlraum der metamorphosierten Oncosphäre, wie dies bei anderen jungen Cestoden-Larven beschrieben wurde, entspricht. Diese kleine Spalte ist aber recht unbedeutend im Vergleiche mit dem großen Hohlraum, welcher in dem hinteren Körperabschnitt, dem Schwanzanhang, vorhanden ist, so daß wir diesen Körperteil schon vom Anfang an als eine Schwanzblase bezeichnen können. Offenbar hängt eben diese frühzeitige Ausbildung eines solchen Hohlraumes mit der eigentümlichen Besonderheit der Gestalt des ausgebildeten Cysticeroids zusammen.

Beide Teile des larvalen Körpers sind im Prinzip von einer ähnlichen histologischen Struktur, stellen nur topographisch definierbare Abschnitte des früher einheitlichen Körpers der Larve dar. Soweit sich einige Differenzen erkennen lassen, weisen dieselbe auf die schon beginnende histologische Differenzierung des vorderen Abschnitts hin, wie dies schon kurz vorher oben angedeutet wurde, während die Schwanzblase den embryonalen Charakter behält, wie dieser auch noch in der Schwanzblase des vollkommen fertigen Cysticeroids sich deutlich bemerkbar macht. Die Schwanzblase, resp., allgemeiner gesagt, der Schwanzanhang ist ja im Prinzip nur

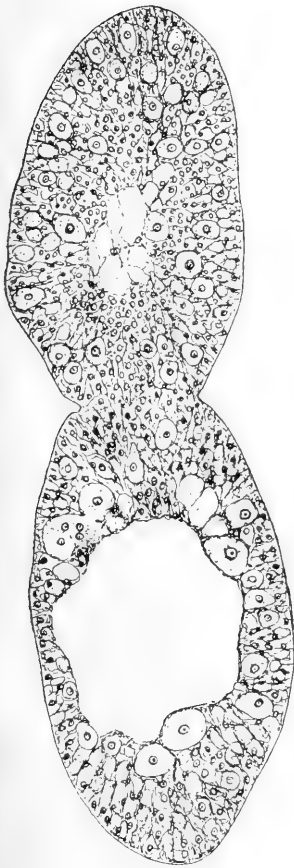


Fig. C.

Jüngstes Larvenstadium der *Aploparakis crassirostris* aus *Lumbriculus*. Man sieht den Hohlraum der Schwanzblase.

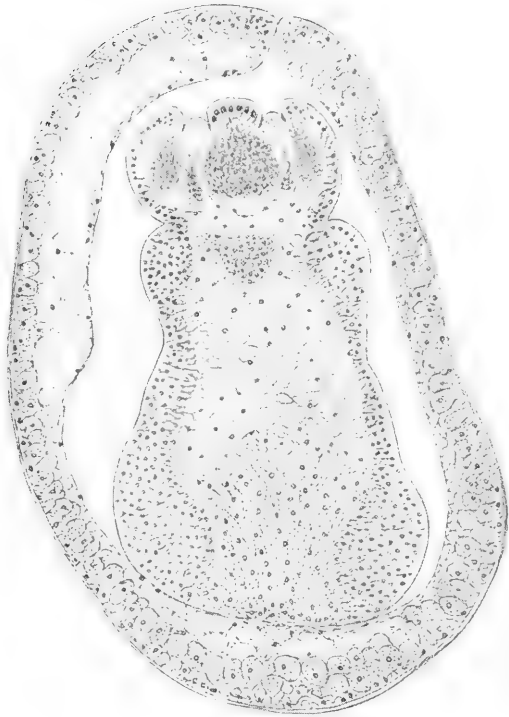


Fig. D.

Medianer Schnitt durch das Stadium a der Fig. B.

ein Larvalorgan, und eine schärfere Sonderung zwischen diesem Larvalorgan und dem übrigen Körper stellt sich in den späteren Stadien bald ein. Zwar werden später auch an dem vorderen Abschnitt Erscheinungen zutage treten, die zur Ausbildung von Körperteilen führen, die wir als larval bezeichnen müssen, d. h. welche nicht in das fertige junge Tier übergehen, doch das sind spätere Neuerwerbungen und Modifikationen, welche viele Cestoden-Larven gegenüber der Larve der Trematoden charakterisieren, wie ich dies

später berühren werde. Das mehr larvale der Schwanzblase zeigt sich besonders deutlich in dem stärkeren Hervortreten der großen embryonalen Parenchymzellen. Diese fehlen keineswegs auch in dem vorderen Körperabschnitt, werden hier jedoch in den Hintergrund gedrängt durch die beginnende histologische Differenzierung. Offenbar gehen diese großen embryonalen Zellen direkt in die großen Zellen der Schwanzblase des fertigen Cysticercoids über (vgl. sowohl die folgenden Bilder als auch die früher [MRÁZEK, 1907] gegebene Darstellung). Ich nenne diese großen Zellen kurzweg embryonale Parenchymzellen. Was ihre histologische Deutung betrifft, so hängt diese mit der gesamten schwierigen Frage der histologischen Deutung des Parenchyms der Plathelminthen zusammen. Dieses Thema wurde auch bei Cestoden schon oftmals diskutiert, es wird jedoch noch weiter daran gearbeitet werden müssen, mit Rücksicht auf die neueren Auffassungen der Zellentheorie. Vielleicht werde ich Gelegenheit haben, so hoffe ich wenigstens, auf diese Sachen in dem *Archigetes*- resp. *Caryophyllaeiden*-Teil meiner Studien näher einzugehen.

Betrachten wir jetzt die histologischen Bilder der Stadien nach vollzogener Einstülpung des Körpers in die Schwanzblase.

Sehr klar ist das Bild unserer Fig. D, welches uns die inneren Verhältnisse des Stadiums a der Fig. B vorführt. Wie wir sehen, ist hier der spätere Körper des Cysticercoids oder, wie wir uns besser auszudrücken haben, der spätere Bandwurmkörper schon vollständig determiniert, mit allen seinen so mannigfaltigen Differenzierungen der Scolexgegend. Da es sich hier nur um eine allgemeine Auffassung der Cestodenentwicklung und nicht um eine minutiöse deskriptive Verfolgung der spezifischen anatomischen Verhältnisse des Rostellums usw. der Taeniaden überhaupt und der Gattung *Aploparakis* im speziellen handelt, so werde ich nicht all die geringfügigen zahlreichen Details schildern und bekenne auch, daß ich dieselben überhaupt nicht genauer untersucht habe. Sicherlich ist eine solche Analyse für die hier zunächst ins Auge zu fassenden Vorgänge ohne Belang. Sieht man aber von einem solchen allgemeinen Gesichtspunkt aus unsere Larve an, so gelangt man sofort zu dem wichtigen Schluß, daß diese Larve vollkommen einer primitiven Larve gleicht, wie wir eine solche in der neotenischen Larve eines *Archigetes* oder in der von mir genauer beschriebenen und untersuchten Larve von *Caryophyllaeus* besitzen. Da eine jede ontogenetische Entwicklung zielstrebig ist, wie es ja auch nicht anders

sein kann, da dieselbe ja auf eine bestimmte spezifische Endform hinzielt und führen muß, so sehen wir zwar auch bereits in dieser Larve einige spätere larvale Zustände angedeutet, die erst in den folgenden Umwandlungsstadien schärfer hervortreten werden, so z. B. den später als Cyste dienenden Teil. Wir können dies um so besser sehen, als wir schon von anderen Cestoden-Larven her diese Verhältnisse kennen gelernt und auch bereits in vorhergehenden die ganze Entwicklungsreihe in Habitusbildern verfolgt haben. Aber wüßten wir dies Alles nicht oder könnten wir es beiseite lassen, so muß uns ein solcher Vergleich zwingend erscheinen. Ich habe deshalb statt der Bezeichnung *Cysticeroid* diejenige des Bandwurm-körpers angewandt. In der Cyste der Schwanzblase liegt uns ein junger einfacher Cestode vor! Ein Vergleich mit *Archigetes* oder *Caryophyllaeus* beweist dies, wie gesagt. Die Unterschiede sind minimal. Der am meisten ins Auge springende ist, wie ohne weiteres ersichtlich, einer von ganz oberflächlicher Natur, obgleich er das spezifisch Charakteristische unserer Form bedingt. Es ist dies der Schwanzanhang, welcher als eine Blase den Körper umhüllt. Würden wir ihn fortlassen, so wäre die Gleichheit verblüffend. Wir können dies aber sehr leicht tun. Ich habe nämlich in meiner früheren Arbeit einen merkwürdigen und zunächst schwer verständlichen Fall mitgeteilt, wo ein offenbar spezifisch-taxonomisch nicht zu unterscheidendes *Cysticeroid* keine Schwanzblase überhaupt besaß, sondern mit einem regelrechten „Schwanz“ versehen war. Ich werde auf die hohe morphologische Bedeutung dieser „Wachstumsform“, wie ich dies jetzt bezeichne, später zurückkommen; hier betone ich nur, daß, wenn ich bei meinen Untersuchungen auch bei einer solchen Wachstumsform auf das unserer Fig. D entsprechende Stadium gestoßen wäre, der erwähnte auf den ersten Blick so auffallende Unterschied gänzlich aufgehoben wäre. Auf der einen Seite hätten wir die geschwänzte *Caryophyllaeiden*-Larve, auf der anderen unseren geschwänzten *Cysticeroid*-Typus, resp. dessen frühen Larvalzustand. Die Unterschiede wären nur systematischer Natur. Sie betreffen nur die vorderste Partie des Körpers, da das Vorderende eines *Caryophyllaeus* anders gebaut ist als das Vorderende einer Vogel-Taenie. Sonst aber finden wir genau das Gleiche: einen jungen Cestodenkörper, welcher innen vollkommen massiv ist. Es fehlt nur, daß sich in dem hinteren Abschnitt des Körpers die Anlage der Geschlechtsorgane zeige, wie dies bei *Caryophyllaeus* vorkommt und wie dies auch bei der in den

letzten Zwischenwirt eingedrungenen Trematoden-Larve eventuell auch schon geschehen kann.

Doch gehen wir weiter. Meinem Plane gemäß werde ich nicht alle mir vorliegenden Stadien reproduzieren, sondern mit Übersprung einiger Stufen gleich ein Bild vorführen, welches ungefähr in der Mitte zwischen den Stadien e und f der Fig. B steht.

Die histologische Differenzierung hat sich hier schon eigentlich den Verhältnissen des ausgebildeten Cysticercoids bedeutend genähert, insbesondere hat die Cuticula das typische Aussehen der definitiven Form, resp. deren Dicke angenommen. Die vordere Partie des Cysticercoids ist schon beinahe fertig. Uns interessieren hier hauptsächlich nur die histologischen Verhältnisse des distalen Teiles des Körpers, welcher sich später in den Cystenbehälter umwandeln soll. Wir sehen, daß dieser Teil sich auch bereits durch eine zirkuläre Einschnürung von dem Halsteil des Wurmes als ein besonderer Körperabschnitt viel deutlicher abhebt, als dies in den ersten Stadien der in B abgebildeten Reihe der Fall war. Die zur Aufnahme des Scolex bestimmte Cyste ist schon entwickelt, ihre Umrisse treten auf den Habitusbildern des ganzen Objekts (vgl. B) deutlich hervor, und die Cyste ist ziemlich undurchsichtig geworden. Doch sehr interessant ist das innere anatomische Strukturbild. Es besteht da kein mittlerer Hohlraum! Zwar lassen die Schichtungsverhältnisse der mittleren parenchymatösen Schicht eine gewisse Umlagerung erkennen, aber dies bietet nichts sonderbares dar. Es ist dies nur eine Steigerung und Modifizierung der Verhältnisse, welche wir bei der Fig. D angetroffen haben. Auch da zeigte das Parenchym der inneren mittleren Zone des Körpers in dem vorderen, auf den eigentlichen Scolex folgenden Abschnitt und in dem distalen Teil, welcher mit der Schwanzblase zusammenhängt, eine bemerkbare Differenz. Es kommen hier eben auch in dem verschiedenartigen Verhalten des Parenchyms die einzelnen Regionen zum Ausdruck, welche, auch wenn es im späteren zu keiner Cystenbildung und später noch zur Proglottidenbildung käme, sich zeigen würden, wie solche Regionen auch bei *Archigetes* und *Caryophyllaeus* zu unterscheiden sind.

Jedenfalls aber ist in der in unserer Fig. E so deutlich zutage tretenden Schichtung schon der eigentliche Prozeß der Einstülpung des Vorderteiles in das Hinterende eingeleitet. Die äußere Abschnürung der Cyste ist nur eine Folge davon. Das Parenchym des Cystenabschnitts hat sich in zwei Zonen gesondert, eine äußere faserig ausgebildete, deren Fasern in der Hauptsache parallel mit

der Oberfläche der Cystenkugel verlaufen, und eine innere oder mittlere, welche das übliche grobmaschige Aussehen des normalen definitiven Parenchyms, wie es sich auch in dem proximalen Teile in der Markzone des Körpers findet, aufweist.



Fig. E.

Schnitt durch ein Stadium zu Beginn der Einstülpung des Rostellums.

Der ganze Vorgang ist weiter nichts anderes als ein Hineinwachsen oder Hineindrängen des maschigen Parenchyms des mittleren Abschnittes des Körpers, des Halsteiles, in die hintere faserige Abteilung, also der mechanische Vorgang des Einstülpens selbst, welcher sich dann durch die Umlagerung der Schichten offenbart. Hätte sich hier im hinteren Körperabschnitt ein Spaltraum ausgebildet, wie er wahrscheinlich in anderen Fällen vorkommt und wie er auch in unserer jüngsten Larve (vgl. die Fig. C) zu sehen ist, so wäre eine bequeme und schnelle Einstülpung möglich. Aber notwendig ist die Bildung eines Hohlraumes für diesen Vorgang nicht. Übrigens ist die Bildung des Hohlraumes im Prinzip genommen

nichts besonders Spezifisches, ist auch nur durch die gleichen histologischen Verhältnisse des Cestodenparenchyms bedingt.

Durch die besprochenen Verschiebungen des Parenchyms ist die Cystenkugel in drei Zonen geteilt, eine periphere Rindenzone mit den dicht stehenden Subcuticularzellen, eine zweite quer zu den Subcuticularzellen verlaufende tiefere Lage mit konzentrisch angeordneten Faserzügen und die innerste maschige Parenchymzone, welche wie ein Stöpsel oder Keil vom Halsteil her hineinragt. Durch diese besonderen Verhältnisse kommt es, daß die definitive Cyste, wie sie in Fig. Bg und Bh zu sehen ist, nicht nur doppelwandig, sondern auch in ihren beiden Wänden doppelschichtig wird. Die äußere Wand der Doppelblase entspricht dem Gewebe des hinteren Körperabschnitts, die innere, welche mit der ersteren an der Einstülpungsstelle zusammenhängt, größtenteils wohl nur dem Halsteil des Körpers. Beide Wände zeigen dem Einstülpungsprozeß gemäß die umgekehrte Lagerung der beiden Schichten.



Fig. F. Längsschnitt durch das Stadium Bf.

Bei der Einstülpung kommt es zu einer ganz beträchtlichen Dehnung des kugligen hintersten Körperabschnitts, der dabei zu einer Hohlblase, zur wirklichen Cyste, wird. Die massive Rindenschicht erleidet dabei eine bedeutende Veränderung, indem die Cuticula sich dehnt und die Epithel- (Subcuticular-) Zellen weit voneinander gerückt werden. Die beiden Wände der Doppelblase klaffen weit voneinander: in dem Spaltraum, welcher sich zwischen ihnen befindet, finden wir nur eine wässrige Flüssigkeit (oder vielleicht Grundsubstanz?). Die Ausscheidung dieser flüssigen Schicht ist wohl einer von den mechanischen Vorgängen, welche den Einstülpungsakt begleiten.

dung dieser flüssigen Schicht ist wohl einer von den mechanischen Vorgängen, welche den Einstülpungsakt begleiten.

Damit haben wir den ganzen Werdegang des *Cysticercoids* dargestellt. Der Vollständigkeit halber will ich nur noch einen Flächenschnitt durch das Stadium Bf, wo das Rostellum schon vollständig eingestülpt ist, geben. In diesem Bild erscheint die Cyste nicht in der Mitte getroffen, sondern nur angeschnitten, und daraus ergeben sich die Differenzen in der Schichtenanordnung innerhalb der Cyste gegenüber der vorhergehenden Fig. D.

Das jetzt auch ontogenetisch besser bekannt gewordene *Cysticercoid* aus *Lumbriculus* ist von großer morphologischer Bedeutung für die allgemeine Auffassung der verschiedenen Larvalformen der Cestoden. Wir wollen gleich hier schon auf eine Sache die Aufmerksamkeit lenken.

Ich habe unser *Cysticercoid* mit der *Caryophyllaeiden*-Larve oder speziell mit *Archigetes*, welcher im Prinzip nichts anderes ist als eine neotenische *Caryophyllaeiden*-Larve, verglichen, und dies gibt mir Anlaß zu den folgenden Ausführungen. LEUCKART hat sich die Verhältnisse so vorgestellt, daß die *Cysticercoid*e usw. von den Zuständen des *Archigetes* abzuleiten sind. Dies war auch der Grund, weshalb er diese Form mit dem schönen und in mancher Beziehung vollkommen zutreffenden Namen *Archigetes*, eine Ahnenform, belegte. Ein *Archigetes*, welcher sein Vorderende in den Hinterteil zurückzieht, einstülpt, wird im Laufe der späteren phylogenetischen Entwicklung zu einem Blasenwurm. Diese Ansicht LEUCKART's wurde wiederholt zurückgewiesen, zum Teil auf Grund embryologischer Tatsachen, also scheinbar eine gut begründete Zurückweisung. Ich gebe zu, daß LEUCKART seine Ansicht nicht vollkommen zutreffend erläuterte, daß er das fortwährende Spiel des Vorderkörpers von *Archigetes*, das Ausstrecken und Einziehen zu sehr betont hat. Man kann gewiß einwerfen, daß das Zurückziehen usw. am Vorderende eines *Archigetes* etwas anderes ist als die Einstülpung der Scolexanlage in den ganz andersartig gestalteten Teil des Larvenkörpers, die sog. Schwanzblase oder Cyste. Der Vorgang entspricht dem Spiel der Bothridien, des Rostellums usw. Aber sicherlich hat hier LEUCKART das Richtige getroffen. Im Laufe der langen Zeit, wo ich mich mit den Cestoden und ihrer Entwicklung beschäftige, komme ich leider immer mehr zu der Überzeugung, daß unsere Altmeister v. SIEBOLD und LEUCKART von den Grundproblemen der Cestodenforschung in mancher Beziehung viel richtigere, weil einfachere Ansichten hatten. Ihre Ansichten können heutzutage nicht im ganzen Umfange unterschrieben werden, das entspricht nur dem

natürlichen Gange der Wissenschaft, aber es bleibt in denselben immerhin viel Wahres. Die alten Autoren haben sich die Aufgabe nicht absichtlich noch schwieriger gemacht, als sie es tatsächlich schon ist, und haben keine Spitzfindigkeiten und Pseudoprobleme in dieselben hineingetragen, wie es jetzt manchmal geschieht.

Nach unseren Erfahrungen über die Entwicklung des RATZEL'schen Cysticercoids und nach einem Vergleich mit dem übrigen bisherigen Tatsachenmateriel kann angenommen werden, daß der ganze Werdegang der komplizierten Anheftungsapparate des Scolex und ihrer Einstülpung mit der anderen Einstülpung des Scolex in seine Cyste eigentlich im Prinzip gleichwertig ist. Meine Befunde ergeben, daß LEUCKART den Kern getroffen hat. Der solid gebaute Larvenkörper des Cysticercoids von *Aplop. crassirostris* zieht wirklich eine größere Partie seines Körpers in den hinteren Teil zurück. Der Vorgang, wie sich ihn LEUCKART gedacht hat, ist keine Phantasie! Ein *Archigetes* könnte ganz leicht, ebenso wie es unsere Larve vermag, wenn er dessen überhaupt bedürfte, seinen Vorderkörper in das Hinterende zurückziehen, und seine späteren Nachkommen wären dadurch zu geschwänzten Cysticercoiden geworden. Die Grundbedingung zu etwas ähnlichem ist eben in der histologischen Beschaffenheit des Cestodenkörpers resp. seines Parenchyms gegeben.

Damit will ich nicht etwa sagen, daß *Archigetes* eine wirkliche Ahnenform ist, aber entschieden ist sie ein naher Vetter des Ur-ahnen der Taeniden-Larven! *Archigetes* wie sein nächster Blutsverwandter *Caryophyllaeus* sind Bothriocephaliden, und die Plerocercoiden dieser Gruppe zeigen am besten, daß der Entwicklungsgang der Cestoden-Larve nicht überall der gleiche gewesen ist. Immerhin erscheint es sicher, daß die Cestoden-Larven sich von einem einfachen Grundtypus ableiten lassen und daß dieser Grundtypus der *Caryophyllaeiden*-Larve ziemlich nahesteht. Das Cysticercoide aus *Lumbriculus* mit seiner Schwanzblase gibt uns die Mittel an die Hand, um sich über einige bei einer solchen Ableitung sich darbietende Schwierigkeiten hinwegzusetzen.

3. Der Entwicklungstypus der geschwänzten Cysticercoide aus Entomostraken.

Die besonderen Verhältnisse des RATZEL'schen Cysticercoids sind nur einer von den zahlreichen Typen, unter denen die geschwänzten Cysticercoide vorkommen, ein Spezialtyp der Cestoden-Larve. Wollen

wir zu einer allgemeineren Auffassung der Larve kommen, so müssen wir auch die übrigen Typen berücksichtigen, soweit sie bisher genauer auf ihre Entwicklung hin untersucht wurden. Ich habe selbst eine Anzahl von verschiedenen Cysticercoïdformen gesehen und untersucht und will daraus nur einige Eigentümlichkeiten der Formen, die ich aus eigener Anschauung kenne und welche für die später vorzunehmenden Vergleiche von Bedeutung sind, herausheben.

Ich komme zunächst zu den Cysticercoïden, welche so zahlreich in unseren Süßwasserentomostraken, d. h. Ostracoden und Copepoden, vorkommen. Wenn ich von einem besonderen Entwicklungstypus dieser Larvalformen spreche, so ist damit nicht gemeint, daß alle diese Formen einen einzigen Typus darstellen. Es ist sicher, daß ebenso wie diese Cysticercoïde vielen verschiedenen Arten und auch verschiedenen Gattungen angehören, sich auch in dem Entwicklungsgang verschiedene Modifikationen, verschiedene Typen zeigen könnten. Für mich ist nur von Bedeutung, daß nach unseren Kenntnissen ein Teil dieser Formen ein besonderes Verhalten zeigt. Man könnte diesen Typus als *Taenia anatina*-Typus bezeichnen, da hier der Vorgang zum erstenmal genauer verfolgt wurde.

Ich habe in meinen ersten Arbeiten, die sich mit den in Süßwassercrustaceen lebenden Cysticercoïden befaßten, meistens nur ganz ausgebildete Endstadien beschrieben. Es wurden zwar auch einige Entwicklungsstadien beobachtet, aber ihre richtige Deutung war nicht möglich. Der wirkliche Entwicklungsgang dieses Typus wurde dargestellt in einer aus dem LEUCKART'schen Laboratorium hervorgegangenen Arbeit von SCHMIDT (1894). Diese Arbeit stützte sich auf künstliche Fütterungsversuche und konnte deshalb eine verlässliche Orientierung über den gesamten Entwicklungsvorgang von der Oncosphäre bis zum reifen Cysticercoïd bringen. Da das wichtigste von SCHMIDT gefunden war, habe ich später diesen Typus nicht näher untersucht, obgleich noch einige untergeordnetere Einzelheiten zu erforschen wären.

Nach SCHMIDT's Befunden entwickelt sich bei diesem Typus das Cysticercoïd im ausgestreckten Zustand, die Einstülpungsprozesse, welche zur definitiven Ausgestaltung des Scolex und zu seiner Einkapselung in die Cystenblase führen, geschehen sehr spät, am Ende der Entwicklung. In dieser Beziehung haben wir also einen Vorgang, wie er ähnlich in unserem ersten Kapitel für das Cysticercoïd aus *Lumbriculus* geschildert wurde. Das Spezifische der Vorgänge

bei dem *T. anatina*-Typus besteht darin, daß ziemlich früh in der Entwicklung die Sonderung des Körpers in die eigentliche Scolexpartie und den Cystenteil sehr scharf zum Ausdruck kommt. Dieses Verhalten ist an dem folgenden Bild zu ersehen, welches eine Kopie aus der Arbeit von SCHMIDT ist.

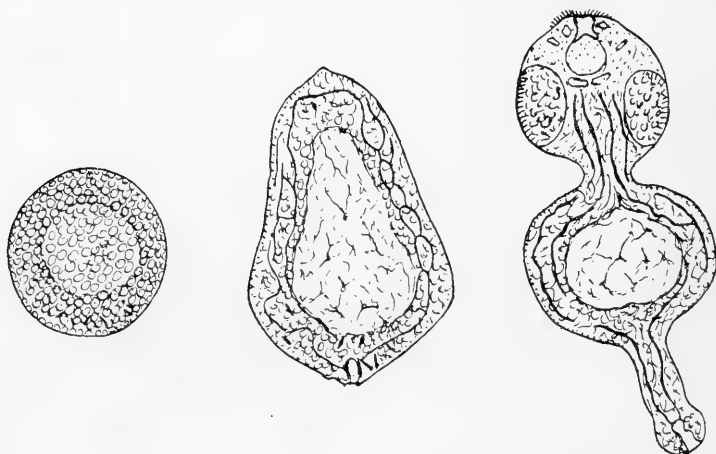


Fig. G.

Drei Entwicklungsstadien der *Taenia (Hymenolepis) anatina*.
(Kopie nach SCHMIDT, 1894.)

Die Zielstrebigkeit der Entwicklung, die schon bei dem Cysticercoid der *Aplop. crassirostris* erwähnt wurde, manifestiert sich viel deutlicher. Die Darstellung SCHMIDT's besitzt den für unsere Zwecke in Betracht kommenden Mangel, daß sie nur dürftig illustriert ist und insbesondere keine histologischen Detailbilder bringt, die nach Schnittpräparaten hergestellt wären. SCHMIDT spricht von einem Hohlraum innerhalb der zu einer Kugel metamorphosierten Oncosphäre, polemisiert in dieser Beziehung teilweise mit GRASSI u. ROVELLI, aber wir erhalten keine genaueren Angaben über die Natur dieses Hohlraumes. Doch dürfte dies mit Bezug auf die von uns gegebene Schilderung der Verhältnisse von Interesse sein. Man könnte auch annehmen, daß die schärfere Ausbildung des Hohlraumes innerhalb des Cystenteiles zu der spezifischen Gestaltung des Entwicklungsganges in diesem Typus geführt hat. Jedenfalls erscheint es uns erlaubt, anzunehmen, daß dieser Typus mit dieser scharfen Sonderung der Cyste als solcher, bevor der Scolex in dieselbe hineingestülpt wird, eine sekundäre Anpassung ist.

SCHMIDT hat in seiner Arbeit auch einige vergleichende Betrachtungen über die Entwicklung der Cysticercoide im allgemeinen angestellt. Der größte Teil seiner Ausführungen interessiert uns jetzt nicht mehr, von Interesse sind für uns dagegen diejenigen seiner Bemerkungen, welche sich auf die von HAMANN mitgeteilten Beobachtungen und Ansichten über die Entwicklung der Cysticercoide beziehen. SCHMIDT bezweifelt zum Teil die Richtigkeit der Befunde HAMANN's, hält einige seiner Schemata für bloße Konstruktionen, und insbesondere ist er auch der Ansicht, daß es überhaupt fraglich ist, ob die gesehenen Jugendzustände wirklich zu *Taenia sinuosa* gehören. Ich habe das Cysticercoide der *T. sinuosa* auch gefunden und zwar in Entomostraken. HAMANN führt es aus *Gammarus* an. Es könnten Zweifel entstehen, ob die von mir gefundene Form und die Form aus *Gammarus* spezifisch identisch seien, doch dies hat für uns nichts zu bedeuten. Wichtiger ist, daß ich selbst im *Gammarus* Jugendzustände von Cysticercoiden gefunden habe, welche beweisen, daß zwar wirklich solche Stadien vorkommen, wie sie HAMANN angibt, daß aber seine schematische Darstellung des Entwicklungsganges keineswegs richtig ist. Die Verhältnisse spielen sich aber auch nicht so, wie es sich wahrscheinlich SCHMIDT gedacht haben mag, jedenfalls war aber SCHMIDT im Recht, wenn er der Ansicht war, daß diese Stadien überhaupt nicht zu *T. sinuosa* gehören.

4. Der Entwicklungsgang einiger Cysticercoide aus *Gammarus*.

In *Gammarus* kommen mehrere Cysticercoide vor. Die älteren Befunde wurden durch die Arbeiten HAMANN's und meine zwei Arbeiten (1890, 1897) bedeutend erweitert und die Sache zu einem gewissen Abschluß gebracht. Ich habe jedoch seither an diesem Gegenstand immer weiter gearbeitet, und es ist mir gelungen, noch eine Anzahl von weiteren Cysticercoiden zu finden. Gerade meine Untersuchungen haben mich belehrt, daß diese Funde noch nicht abgeschlossen sind und daß eine weitere Nachforschung noch zur Entdeckung anderer Formen führen wird. Die verschiedenen Formen, mit welchen ich bisher bekannt geworden bin, werden im nächsten Teil meiner Studien geschildert; hier werde ich nur die allgemeineren Züge der Entwicklung eines Teiles dieser Cysticercoide geben.

Wie gesagt, leben im *Gammarus* viele verschiedene Cysticercoide-

formen und zwar auch gleichzeitig nebeneinander an derselben Lokalität. Deswegen ist es nicht leicht, die jüngeren Entwicklungsstadien spezifisch zu sondern. Fütterungsversuche können uns hier nicht zu Hilfe kommen, da die geschlechtsreifen Tiere vollkommen unbekannt sind.

Es ist mir jedoch trotz der erwähnten Schwierigkeiten gelungen, eine gewisse Entwicklungsreihe zusammenzustellen, die zu einem und demselben Typus gehört, demselben, der HAMANN Anlaß zu seinem Schema gab. Dieser Typus gehört jedoch nicht etwa zu *T. sinuosa*, sondern zu der Cysticercoïdform, welche HAMANN mit dem Speciesnamen *Taenia integra* belegte. Ich werde daher der Kürze wegen diesen Typus der Entwicklung als *T. integra*-Typus bezeichnen.

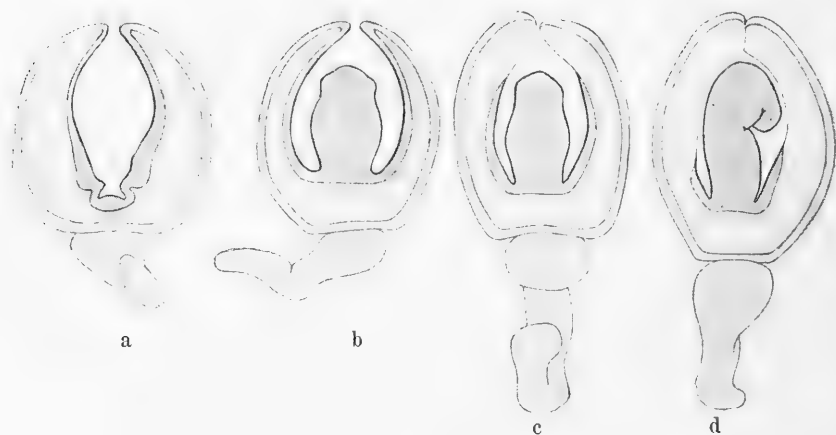


Fig. H.

Entwicklung des Cysticercoïds der *Taenia integra*-Gruppe
nach der erfolgten Einstülpung.

In der Fig. H habe ich die spätere Entwicklung des Cysticercoïds bei diesem Typus, d. h. nach der erfolgten Einstülpung des Vorderkörpers, in ähnlicher Ausführung, wie ich dies bei der Fig. B getan habe, dargestellt. Zwischen dem ersten Stadium dieser Figur und dem nächstfolgenden scheint auf den ersten Blick eine zu große Lücke zu bestehen. Doch wird einerseits durch die Befunde HAMANN'S die Lücke ausgefüllt, und zweitens wird unsere spätere Darstellung der eigentlichen Verhältnisse zeigen, daß eigentlich keine Lücke besteht und es sich überall nur um einfache Wachstumsverschiebungen handelt.

Wir sehen an unserem Bild, daß ein geschwänztes Cysticercoid vorliegt, dessen vorderer Abschnitt, der eigentliche Körper, von einer doppelwandigen Blase gebildet wird. Die Wände der Blase sind dick, insbesondere die innere Wand, und stehen weit voneinander ab. Das jüngste Stadium scheint überhaupt nichts anderes zu sein, als eine hinten einen Schwanzanhang tragende Doppelblase. Am Grunde der durch Einstülpung entstandenen inneren Wand sehen wir eine Vertiefung, eine Öffnung, welche in eine kleine Aushöhlung führt, an dessen Boden sich eine polsterartige Verdickung zeigt. Es ist dies dasjenige Gebilde, welches HAMANN beobachtet hat und im histologischen Schnittbild vorführt und für die Scolexanlage hält. Betrachtet man die Bilder HAMANN's und unsere Reihe, so könnte man zu dem Eindruck kommen, daß in der umgestülpten Blase am Boden der Scolex emporknospt und diesen Vorgang mit ähnlichen Bildungsvorgängen bei einem echten Blasenwurm vergleichen. Tatsächlich wurde dieser Vorgang so aufgefaßt, sowohl von HAMANN selbst als auch später. Zu einem solchen Resultat kommt z. B. auch SCHAAF, wenn er das Bild HAMANN's mit seinen Bildern von *Taenia serrata* usw. vergleicht und sagt, daß am Grund der ursprünglichen Einstülpung, die von nun ab als *Receptaculum* für die eigentliche Kopfanlage funktioniert, der Scolex emporknospt. Eine genauere histologische Analyse der kritischen Stadien auf Schnittserien lehrt uns jedoch etwas ganz anderes! Ich werde dies einfach durch Vorführung von drei Bildern, die in drei verschiedenen Horizonten geführte Querschnitte einer und derselben Schnittserie durch das jüngste der in H abgebildeten Stadien darstellen, beweisen.

Der erste dieser Schnitte ist vor der Hälfte der Blase geführt, der folgende dicht vor der unteren Einstülpung, der letzte durch die untere Aushöhlung selbst nahe dem Boden.

An diesen Schnittbildern kann man zunächst die Strukturverhältnisse der Cystenwände studieren. Man sieht, daß die Cyste auf dem Querschnitt oval erscheint und daß eine Torsion bei der Einstülpung stattgefunden hat, so daß die Medianebene der inneren Blase nicht mit der Medianebene der äußeren Blase zusammenfällt. Dieses Oval des inneren Querschnitts ist schief gestellt. Die äußere Epithelialwand der Cyste ist auf dem größten Teil der Peripherie sehr dünn. Nur seitlich ist sie dick, und die Zellen erscheinen hier viel dichter zusammengedrängt. Diese seitliche Verdickung bedingt es, daß in den Habitusbildern unserer Fig. H die Außenwand der

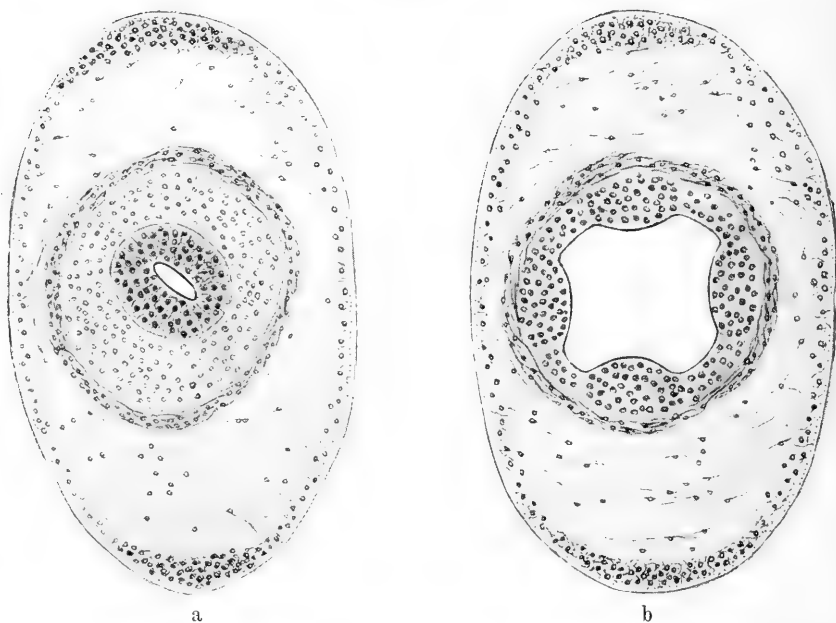


Fig. I.

Junger Cysticercoid der *Taenia integra*-Gruppe. a—c drei verschiedene Querschnitte durch das Stadium a der Fig. H.

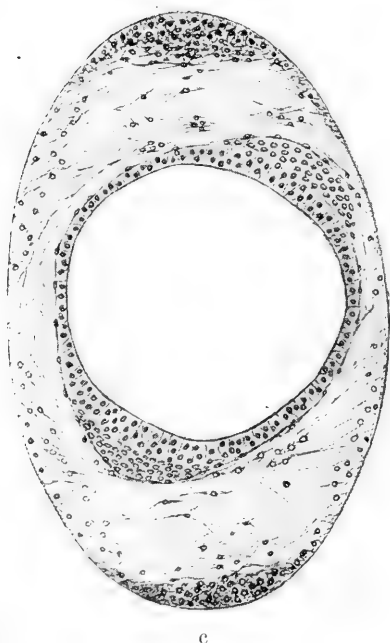


Fig. J.

Skizze eines Cysticercoids während der Einstülpung.

Cyste sich im optischen Schnitt als eine breite Schicht repräsentiert. Wir sehen, daß der in Habitusbildern sichtbare Hohlraum zwischen den beiden Wänden der Doppelblase eigentlich in Wirklichkeit nicht existiert, sondern von faserigem Parenchymgewebe, welches in eine offenbar sehr weiche, wässrige Grundsubstanz eingebettet ist, durchzogen wird.

Wenden wir uns jetzt zu der inneren Wand der Doppelblase, so können wir uns kurz fassen. Wir sehen sofort, daß von einer Knospung der Scolexanlage überhaupt keine Rede sein kann. Was wir hier sehen, ist der schon fast fertige Scolex mit allen seinen spezifischen Eigentümlichkeiten. Wir haben hier fast genau das gleiche Stadium wie in den Figg. Ba oder D, mit dem einzigen Unterschied, daß der Bandwurmkörper beim *Cysticercus Lumbriculi* aufrecht steht, während hier eine frühzeitige Einstülpung in die Cystenblase stattgefunden hat und der Bandwurmkörper, resp. sein vorderer dem Scolex und Halsteil entsprechender Abschnitt umgestülpt und hohl liegt.

Betrachten wir kritisch diese Verhältnisse, so gelangen wir zu der Überzeugung, daß der Scolex sehr früh angelegt resp. histologisch differenziert wird. Es fehlt uns, streng genommen, jeder Anhalt, von einer Scolexanlage überhaupt zu sprechen. Die Bezeichnung „Scolexanlage“ mag vielleicht für deskriptive Zwecke als ein bequemes Mittel brauchbar sein, aber diese Bezeichnung hat, wie ich glaube, im Laufe der Zeit nur mitgeholfen, daß man zu einer den wahren Sachverhalt nur verdeckenden Auffassung gekommen ist. Der Scolex wird nicht in der Larve angelegt, ebenso wenig wie er bei einem *Archigetes* oder der *Caryophyllaeus*-Larve angelegt wird. Der Gebrauch des Wortes Scolexanlage stammt eigentlich noch aus der Zeit her, wo man die aus dem Ei hervorgegangene Larve als eine Amme zu betrachten gewohnt war, welche den Scolex als Anlage eines neuen Individuums hervorbringt! Für uns jetzt kann der Scolex aber weiter nichts anderes sein als der vorderste Teil des Körpers, wobei es ganz gleichgültig ist, ob das Tier ganz jung oder ausgereift ist, d. h. wie weit es morphologisch (histologisch) differenziert ist. Ebenso wenig wie wir bei einem Turbellar von einer Anlage eines Kopfteiles sprechen dürfen, dürfen wir dies auch bei einem Cestoden tun. Wir können nur sagen, daß sich der larvale Körper während der fortschreitenden Entwicklung auch histologisch immer mehr differenziert, was zu einer leichteren und schärferen Unterscheidung der einzelnen

Körperregionen führt, die wir dann mit Bezug auf deskriptive Zwecke mit besonderen Namen belegen. Bei der Schilderung der Einzelheiten der embryologischen Entwicklung können wir z. B. bei einem Turbellar von einer Anlage des Mundes, des Pharynx, des Gehirns, der Geschlechtsorgane sprechen, aber wir erblicken dabei in diesen Vorgängen nichts so Eigentümliches, wie es sich bei der Cestodenentwicklung eingeschlichen hat.

Ich habe gesagt, daß wir anzunehmen haben, daß sich die Determination der einzelnen Abschnitte des Larvenkörpers auch bei der *T. integra*-Gruppe früh vollzieht, vor dem späteren Einstülpungsprozeß. Nach einer vergleichenden Betrachtung der gesamten Ergebnisse der Forschung über die ersten Entwicklungsvorgänge an der Cestoden-Larve kann an dieser Tatsache nicht gezweifelt werden. Doch wäre es sicher wünschenswert, wenn wir auch für die Cysticercoide aus *Gammarus* eine vollständigere Entwicklungsserie besäßen und auch die Stadien vor der Einstülpung und den Vorgang der Einstülpung selbst genauer untersuchen könnten. Solche Stadien fehlen uns noch, doch habe ich selbst doch einmal einen Fall zu Gesicht bekommen, wo die Einstülpung noch nicht vollzogen war. Leider verunglückte das Stück bei der weiteren Behandlung, und ich kann nur eine Skizze (s. Fig. J) davon liefern, die nach dem Gedächtnis gezeichnet wurde und uns leider über den Einstülpungsprozeß so wenig Aufschluß gibt.

Die Verhältnisse in den jüngeren Stadien der Cysticercoide der *T. integra*-Gruppe aus *Gammarus* wurden, wie man gesehen hat, von mir ganz anders gedeutet, als dies von HAMANN usw. geschah. Von einem Emporknospen des Scolex kann nicht gesprochen werden. Man sieht aber an meinen Bildern, ebenso wie in den Abbildungen, welche HAMANN geliefert hat, daß später tatsächlich sich vom Boden der inneren Blase des Cysticercoids der aufrecht stehende Scolex emporhebt, doch meine Untersuchungen ermöglichen es, diesen Vorgang in einer ganz anderen und angemesseneren Weise aufzufassen.

Ich gebe zunächst zwei Querschnitte durch das zweite Stadium unserer Fig. H. Die Struktur der Cystenwand mit ihren großen embryonalen Parenchymzellen beweist, daß wir es hier mit einer anderen Art zu tun haben. Wie erwähnt, kommen in *Gammarus* verschiedene Formen vor, die sich sowohl im Bau des Rostellums usw. als auch bezüglich der Struktur der Cystenblase voneinander unterscheiden. Diese Unterschiede, die sich an der Cyste größtenteils am Ende der Entwicklung des Cysticercoids einstellen, werden im

späteren ausschließlich der Behandlung der im *Gammarus* vorkommenden Cysticercoide gewidmeten Teil meiner Studien eine spezielle Darstellung finden, für die allgemeine Auffassung des Entwicklungsvorganges sind sie von keinem Belang. Der größte Unterschied beruht in dem Umstand, daß bei einem Teil der Formen die Wände der doppelten durch Einstülpung entstandenen Blase einander dicht anliegen und nicht durch eine breite Schicht eines

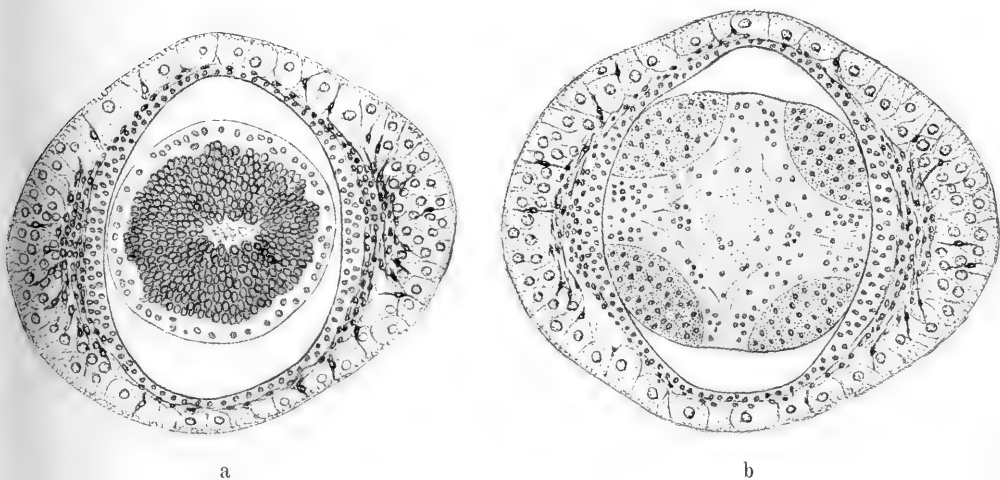


Fig. K.

Zwei Querschnitte durch das dritte Stadium der Fig. H, aber von einer anderen Species als in Fig. I,
a in der hinteren Rostellargegend, b im Niveau der Saugnäpfe.

dünnen Bindegewebes wie in Fig. I getrennt sind. Sonst aber ist der Entwicklungsvorgang selbst in beiden Fällen der gleiche. In dem spezifischen Fall, dem unsere Fig. K entnommen wurde, sehen wir, daß die äußere Cystenwand einen mehr embryonalen Charakter behält als in der Fig. I und viel an die Struktur der Schwanzblase des Cysticercoids aus *Lumbriculus* erinnert. Das wichtigste, worauf ich bei diesen zwei Querschnitten die Aufmerksamkeit lenken will, ist die Beschaffenheit der inneren Cystenwand, welche noch vollkommen gleich gebaut resp. geschichtet ist wie in der Fig. I, d. h. im vorhergehenden Stadium. Wollen wir über die in Betracht kommenden Vorgänge zu einer richtigen Vorstellung gelangen, so müssen wir zu einer Betrachtung der Fig. H zurückkehren. Wir sehen hier, daß sich im Laufe der Entwicklung die Verhältnisse der

inneren Cystenwand ändern. Die frühere Dicke der Wand bleibt nur im hinteren, unteren Abschnitt der Cyste bestehen. Vorne, da

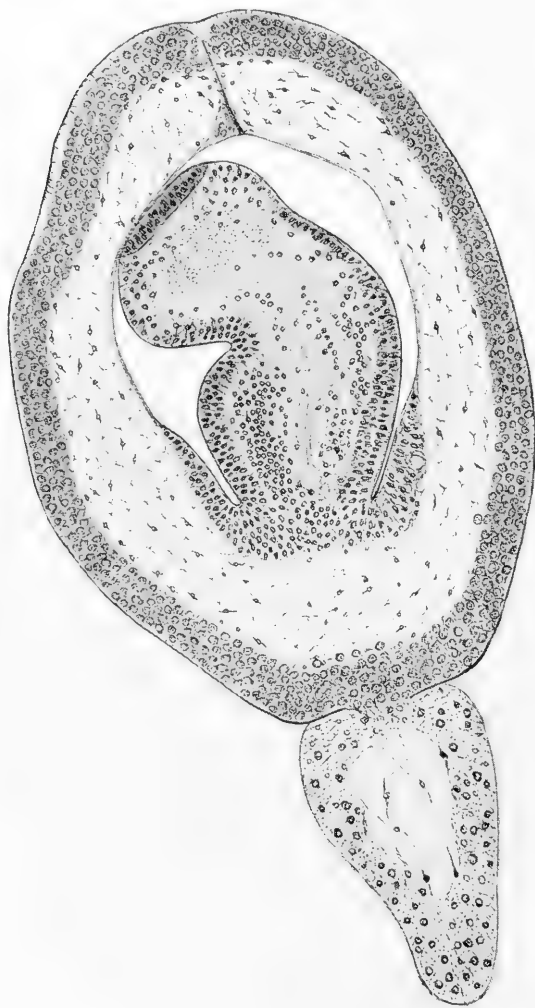


Fig. L. Viertes Stadium der Fig. H bei einer Taenie der *Taenia integra*-Gruppe.

wo die beiden Wände der Cystenblase an der Einstülpungsöffnung zusammenhängen, findet eine Verdünnung der inneren Cystenwand statt, die dann allmählich weiter nach unten fortschreitet. Der Vorgang ist an der Fig. I sehr deutlich zu sehen, besser aber belehrt uns über die wahre Natur das histologische Bild der Fig. L.

Von dem Stadium, wie es in der Fig. L vor uns liegt, haben wir nur wenige Schritte bis zu der endgültigen Ausgestaltung des Cysticercoids. Die weitere Differenzierung betrifft von jetzt an kaum mehr den eigentlichen Bandwurmkörper, sondern nur die Cyste, die dann noch bedeutend heranwachsen wird und gewisse Modifikationen ihrer histologischen Struktur er-

leidet, die hier nicht geschildert zu werden brauchen. Für uns ist nur von Belang, daß sich aus dem Vergleich unserer Abbildungen ergibt, daß die innere Cystenwand nichts anderes darstellt als den Halsteil. Dies erscheint zunächst nicht sonderbar, denn auch bei anderen Cysticercoid-

Typen wird nach der Einstülpung der Halsteil wenigstens zu einem großen Teil zu der inneren Wand der Doppelblase. Doch interessant und spezifisch sind die später sich bei den Cysticercoiden aus *Gammarus* einstellenden Vorgänge. Bei der Emporhebung des Scolex in der Cyste haben wir keinen Knospungsvorgang, der Scolex und Hals waren von Anfang schon da, die weitere Entwicklung besteht nur darin, daß der zukünftige Bandwurmkörper, d. h. derjenige Teil der Larve, welcher im Darm des Wirbeltieres in die definitive Geschlechtsform übergehen wird, an der inneren Wand des Cystenbehälters hinabgleitet!

Der infolge der besonderen Vorgänge der Bildung der Cystenblase sekundär umgestülpte und hohl liegende Bandwurmkörper wird auf diese Weise wieder aufgerichtet, wobei es in der Mittelzone des sich nach oben aufschiebenden Körpers zu einer Solidifizierung des durch die Umstülpung und Spaltraumbildung gewissermaßen gespaltenen Halsteiles kommt.

Durch diesen Prozeß wird also der Bandwurmkörper in der Cyste emporgehoben, so daß schließlich die innere Wand der Cyste nicht mehr von dem Halsteil des Cestoden gebildet wird. Die innere Wand der ursprünglich sehr deutlichen Doppelblase wird zu einer dünnen, mehr an eine bloße Membran erinnernden Schicht, welche wohl mit der breiten Parenchymschicht, die darunter liegt, wie dies in unserer Figur zu sehen ist, zusammenwächst, und die Cyste stellt dann ein einheitliches, wenn auch mehrschichtiges Gebilde dar. Durch diese Vorgänge wird der Bandwurmkörper resp. die sogenannte „Scolexanlage“ verlängert, so daß er in dem inneren Hohlraum der Cyste, ähnlich wie es bei dem RATZEL'schen Cysticercoide der Fall war, keinen genügenden Platz zu einer aufrechten Haltung mehr findet und sich deshalb krümmen muß. Zum größten Teil ist das eine einfache Verschiebung, die auch ohne die Annahme besonderer Wachstumsvorgänge des Bandwurmkörpers sich erklären ließe. Wahrscheinlich hilft hier auch das Wachsen des Gewebes der Cyste, welches, wie erwähnt, ein ziemlich beträchtliches ist, mit, um den Verschiebungsvorgang des Bandwurmkörpers zu bewerkstelligen. Es ist jedoch keineswegs ausgeschlossen, daß der Bandwurmkörper gleichzeitig, während sich diese Vorgänge abspielen, auch noch selbständig weiter wächst. Sowohl die Befunde HAMANN's als auch meine Ergänzung derselben in meiner Arbeit aus dem Jahre 1897 können wohl in diesem Sinn gedeutet werden, und ich bin auch geneigt, dies wirklich anzunehmen. Der junge Bandwurm

wächst noch immer weiter heran, so daß sein Vorderkörper bis an den Boden des inneren Hohlraumes der Cyste herabhängt. Zugleich kommt es zu einer immer loserer Verbindung zwischen dem Bandwurmkörper und seinem Behälter, wie dies an den von mir gegebenen früheren Zeichnungen zu sehen ist, und einige meiner Beobachtungen weisen sogar darauf hin, daß sich der Körper vielleicht am Ende wirklich von der Cyste vollständig lösen kann. Wir hätten in diesem Fall ein selbständiges Geschöpf, den jungen fertigen Bandwurm, vor uns, welcher frei in seinem Behälter liegt.

Damit schließe ich meine Schilderung der Entwicklungsvorgänge der Cysticercoide der *T. integra*-Gruppe aus *Gammarus*.

5. Allgemeine Betrachtungen über die Bildungsvorgänge bei den verschiedenen Cestoden-Larven.

In den vorhergehenden Kapiteln haben wir den Entwicklungsgang an einigen von uns näher studierten Cysticercoide-Typen geschildert. Dabei sind wir auf einige Erscheinungen gestoßen, welche uns nach unserer Ansicht befähigen, die scheinbar so grundverschiedenen Larven der Cestoden auf eine gemeinsame ganz einfache Grundform zurückzuführen und zugleich die speziellen Entwicklungsvorgänge, welche von dieser Urform zu der Ausbildung der einzelnen Larvenformen führten, anzudeuten.

Auf den ersten Blick erscheinen die Gegensätze zwischen einem Plerocercoid, einem typischen Blasenwurm (der echten Finne) und einem geschwänzten Cysticercoide sehr bedeutend und kaum lösbar. Und doch stellen alle diese Zustände weiter nichts anderes dar als bloße Wachstumsformen, sind nur durch Modifikationen des örtlichen und zeitlichen Ablaufes der sich bei der Entwicklung der Larve zeigenden Wachstumserscheinungen entstanden.

Bei unserer Betrachtung müssen wir von der Tatsache ausgehen, daß alle unsere bisherigen Erfahrungen dafür sprechen, daß die junge Larve sehr früh, vom Anfang an, in ihrer Hauptsache determiniert ist. Der mit den Hakenpaaren versehene Teil der Oncosphäre entspricht dem Hinterteil des Körpers. Die möglichen Meinungsdivergenzen über die morphologische Orientierung, die wir übrigens in einem späteren Kapitel dieser Arbeit für sich behandeln werden, kommen hier nicht in Betracht. Die ursprünglich fast kugelförmige Larve dehnt sich in die Länge, und es kommt bald, aber keineswegs immer, zu einer frühen Sonderung des Larvenkörpers in zwei bestimmte, verschiedene Abschnitte, in den

eigentlichen Körper und den Schwanzanhang, an dessen Spitze zunächst die Haken der Oncosphäre liegen bleiben. Auf die Bedeutung des Schwanzes werden wir hier vorläufig nicht weiter eingehen.

Das Charakteristische der meisten (aber wieder muß bemerkt werden, keineswegs aller) Cestoden-Larven besteht nun darin, daß sich Einstülpungsvorgänge einstellen, welche zu einer Einstülpung des vorderen Teiles des Körpers, der dem Scolex entspricht, in den Hinterteil führen. Doch kommt es gerade in bezug auf diese Einstülpung zu so verschiedenartigem Verhalten, daß die Erscheinungen zunächst schwer miteinander vergleichbar sind und zu einer großen Mannigfaltigkeit des äußerlichen Aussehens der jungen Larven führen. Im späteren Verlauf der Entwicklung kommt es jedoch zu einem gewissen Ausgleich, und wir sehen (wenn wir von den *Plerocercoiden*, die sich abweichend verhalten, absehen), daß in einem sehr verschiedenartig gestalteten Behälter der zukünftige Scolex sich emporhebt, als derjenige Teil, welcher später allein in die Taenie resp. den Cestoden hinübergeht, während der übrige, in manchen Fällen sehr bedeutende Teil der Larve dem Untergange gewidmet ist und ein provisorisches larvales Gebilde darstellt.

Dieser Einstülpungsprozeß wird offenbar begünstigt und erleichtert durch das Auftreten von Hohl- oder Spalträumen innerhalb des Körpers der jungen Larve, sei es in der Mitte oder mehr nach hinten. Solche Hohlräume sind bei sehr vielen Larven beobachtet worden, und ich habe dasselbe Verhalten auch bei den *Cysticercoiden* der *T. integra*-Gruppe gefunden. In meiner früheren Darstellung habe ich, da es für den im vorhergehenden Kapitel verfolgten Zweck nicht nötig war, dies nicht erwähnt. Ich hole es jetzt nach und gebe in Fig. M das Bild einer solchen ganz jungen Larve.

Die junge Larve ist von einer länglichen Gestalt, und das Hinterende ist verjüngt, doch ist eine deutlichere Absetzung des hintersten Teiles als eines Schwanzanhanges noch nicht erkennbar, aber wir sehen in der hinteren Partie des Körpers deutlich die Anlage eines Hohlraumes, ebenso wie bei anderen Cestoden-Larven.

Es kann nicht behauptet werden, daß das Verhalten der Larve von *Apl. crassirostris* wirklich das ursprüngliche ist, denn wir haben in unserer Fig. C gesehen, daß auch hier in der jungen Larve Hohlräume entstehen, und zwar zwei verschiedene sogar, einer im Körper selbst, der andere in dem Schwanzanhang, welcher dadurch zu einer Schwanzblase wird. Mag aber auch immerhin das Auftreten eines Hohlraumes innerhalb des Körpers als etwas ursprünglicheres ge-

deutet werden, sicher ist, daß dieser Spaltraum nichts zu der späteren Ausgestaltung des Cysticercoids beiträgt, d. h. zu dem am Ende der Entwicklung stattfindenden Einstülpungsvorgang. Eine Vergleichung hat uns dazu geführt, zu behaupten, daß auch eine einfache Caryophyllaeiden-Larve imstande wäre, sich in ihren Hinterteil einzukapseln. Die Möglichkeit dazu ist eben in der histologischen Beschaffenheit des Parenchyms gegeben, und diese bedingen auch das Auftreten von Spalträumen überhaupt. Sicher ist jedoch, daß die Ausbildung von ähnlichen Hohlräumen in der metamorphosierten

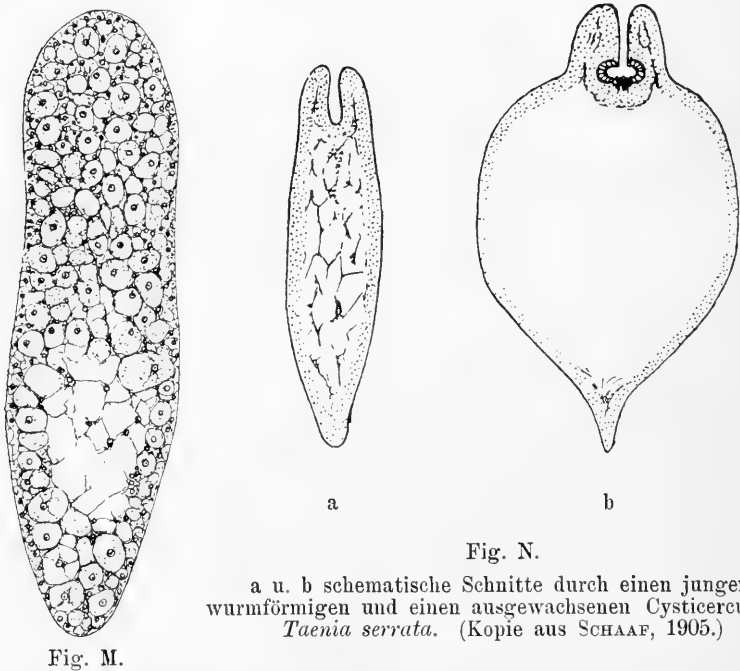


Fig. N.

a u. b schematische Schnitte durch einen jungen wurmförmigen und einen ausgewachsenen Cysticercus der *Taenia serrata*. (Kopie aus SCHAAF, 1905.)

Fig. M.

Jüngstes beobachtetes Larvenstadium der *Taenia integra*-Gruppe aus *Gammarus*.

Oncosphäre, sobald dieselben eine größere Ausdehnung erlangen, auf den Einstülpungsprozeß von einem sehr großen Einfluß sein muß.

Wir begreifen, daß der Larvenkörper des Cysticercoids aus *Lumbriculus* sich zunächst in die mächtige Schwanzblase einsenken muß. Vergleichen wir aber diesen Vorgang mit den Erscheinungen, die wir bei den Cysticercoiden der *T. integra*-Gruppe finden und mit dem Entwicklungsgang einer echten Finne, so sehen wir, daß das Gleiche der Vorgänge leicht zu ermitteln ist. Wie SCHAAF voll-

kommen richtig gefühlt und bemerkt hat, liefert ein Vergleich der jungen Stadien der Blasenwürmer fast die gleichen Bilder. Ich hebe z. B. die schematischen Figuren B und C bei SCHAAF hervor, deren Kopien ich in Textfig. N gebe.

Würde die Blase von *Cysticercus Lumbriculi* so schnell und zu solchen Dimensionen heranwachsen und der histologischen Differenzierung des Scolex resp. des Vorderkörpers voraneilen, wie dies bei den Blasenwürmern der Fall ist, so müßte der Unterschied von Körper und Schwanz, obgleich er larval deutlich angelegt wird, aufgehoben werden, und der Vorderkörper könnte nicht so ungestört seine Differenzierung fortsetzen, wie er dies jetzt tut. Er müßte ebenso wie bei der Finne mit in die mächtige Blase hineinbezogen werden und in umgestülpten Zustand hohl scheinbar angelegt werden am vorderen Pol der Blase. Wäre bei der *T. integra*-Gruppe eine Schwanzblase vorhanden, und käme es zu einer so frühzeitigen Einstülpung des Scolexteiles, so wäre auch hier der jetzt so deutliche Unterschied zwischen Schwanz und Cystenblase verwischt und beide müßten zu einer einzigen Blase zusammenfließen, und die schon heute bestehende Ähnlichkeit der Finne und der *Cysticercoides* aus *Gammarus*, welche SCHAAF hervorhebt, wäre eine noch größere, so daß die beiden Typen überhaupt nicht voneinander zu unterscheiden wären. Kurz, wir sehen, daß die echte Finne ebenso gut von dem *Cysticercus Lumbriculi* als auch von den *Gammarus*-*Cysticercoides* abgeleitet werden kann, ebenso wie auch diese zwei Typen leicht miteinander verglichen werden können.

Die Unterschiede sind nur Modifikationen des Wachstums der Schwanzblase und ihrer „hydropischen Degeneration“, wie dieser Vorgang von den älteren Autoren in ganz zutreffender Weise bezeichnet wurde. Diese bedeutende Umgestaltung der „Schwanzblase“ bei der echten Finne verursacht es, daß es bei dem Blasenwurm überhaupt nicht zu einer schärferen Abtrennung einer eigentlichen Cyste kommt und daß höchstens noch einige Erscheinungen an der Vorderwand der hydropischen Blase, welche zur Aufstellung der Bezeichnung des sogenannten Receptaculum führten, als ein letzter Rest der ursprünglicheren Vorgänge bleiben. Bei der *T. integra*-Gruppe kommt es schließlich doch noch zur Bildung einer wirklichen, für die geschwänzten *Cysticercoides* so typischen Cyste. Für diese geschwänzten Formen wäre die Bezeichnung *Cercocystis* scheinbar sehr zutreffend, doch ist die wirkliche Ausbildung eines Schwanzes nach meiner Auffassung nur eine Nebensache bei allen

diesen Vorgängen. Die Modifikationen der Wachstumserscheinungen an der als ein Ganzes genommenen Larve sind die wichtigsten.

Wir können uns leicht überzeugen, daß die Modifikationen des Wachstums der Larve, die wir an einigen Beispielen schon erläutert haben, sich noch mannigfaltig anders gestalten können. Dies ist zunächst bei der in unseren Nacktschnecken vorkommenden Larve, dem sogenannten *Cysticercus Arionis*, der Fall. Hier sehen wir wieder eine ganz andere Verschiebung der Wachstumserscheinungen der einzelnen Körperteile der Larve, so daß der Schwanzanhang seine Selbständigkeit als ein besonderer Körperabschnitt verliert und mit in die Bildung des Cystenbehälters hineinbezogen wird. Ich habe vor einigen Jahren, als ich die Verhältnisse des *Cysticercoid*s der *Anomotaenia pyriformis*, welches in einer wirklichen membranartigen Cyste, die mit der Cyste der eingekapselten jungen Distomen resp. Cercarien leicht zu vergleichen wäre, liegt und ein eigentümliches Verhalten seines Schwanzanhangs aufweist, kennen gelernt habe, nach dieser Form gefahndet. Es geschah dies in der Absicht, etwas über das Verhalten des Schwanzes zu erfahren, da ich der Meinung war, daß dieser Typus sich vielleicht an das *Cysticercoid* der *Anom. pyriformis* anschließen dürfte. Als ich jedoch das gesuchte *Cysticercoid* wirklich fand und untersuchen konnte, mußte ich mich eines anderen belehren.

Bei dieser Form, dem *Monocercus* nach der Bezeichnung VILLOT's, finden wir, daß tatsächlich der Schwanzanhang mit der Cyste zusammenfließt; man findet die drei Hakenpaare der *Oncosphäre* in der Wand der Cyste. Daraus sieht man, wie großartige Verschiebungen während des Wachstums der Larve geschehen können, und man wird sich hüten müssen, auf die allerjüngsten Stadien zu viel Gewicht zu legen, resp. dieselben zur Begründung folgenswerer Annahmen wie bei dem Problem der Orientierung des Cestodenkörpers zu benutzen. Die drei Hakenpaare der *Oncosphäre* bezeichnen den einen Pol dieser jungen Larve, sie liegen bei der *Archigetes*-Larve an der Spitze, resp. dem Ende des Schwanzanhangs, und ähnlich auch bei den vielen geschwänzten *Cysticercoiden*, wenigstens in der Jugend. Später aber können dieselben weit voneinander gerückt werden, und dies erreicht bei dem *Monocercus* aus Nacktschnecken vielleicht seinen höchsten Grad. Doch ist dies nur ein Beweis für die Modifikation der Wachstumserscheinungen des hinteren, als ein Behälter für den Vorderkörper dienenden Körperabschnitts der Larve.

Ebenso leicht wie die Ableitung der echten Finne wäre auch die Ableitung der verschiedenen anderen Modifikationen der Cestoden-Larve, wie dieselben nach den Beobachtungen von GRASSI u. ROVELLI u. A. z. B. bei *Dipylidium* usw. vorliegen, doch unterlasse ich eine speziellere Durchführung dieser Behauptung, da die Verhältnisse nach dem schon Gesagten wohl klar genug sind. Alle die verschiedenen Larvenzustände der Cestoden, soweit sie hier in Betracht kommen können (d. h. mit Ausschluß der Plerocercoiden), sind nur einfache Modifikationen derselben einfachen Grundform, nur verschiedene Wachstumsformen derselben.

Wem diese meine Ansichten vorderhand noch etwas phantastisch klingen möchten, dem will ich einen, wie mir scheint, schlagenden Beweis vorführen, auf welchen übrigens schon im obigen hingewiesen wurde.

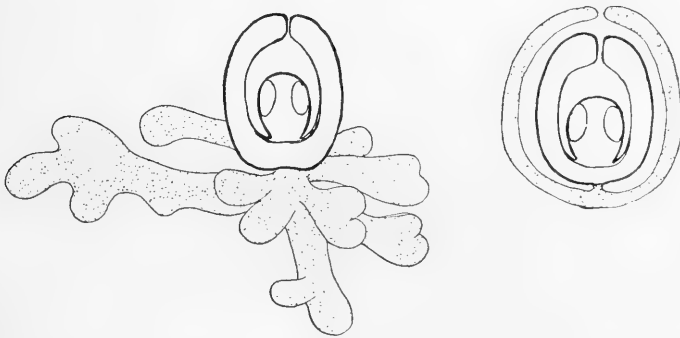


Fig. O.

Die zwei Wachstumsformen des *Cysticercus Lumbriculi*: das geschwänzte Cysticercoid und das Cysticercoid mit der Schwanzblase.

Ich bin bei meinen früheren Untersuchungen auf ein Cysticercoid gestoßen, daß ich in meiner Arbeit aus dem Jahre 1907 auf tab. 31 fig. 11 und 12 abgebildet habe. Dasselbe müßte bezüglich des Baues seines Rostellums, der Form seiner Haken usw. in systematischer Hinsicht unbedingt ebenso wie das normale Cysticercoid mit der Schwanzblase zu *Aploparakis crassirostris* gestellt werden, doch es zeigte sich ein hochbedeutender Unterschied zwischen dieser Form und dem „normalen“ Verhalten. Eine Cystenblase fehlte vollkommen, und es war statt derselben ein regelrechter Schwanz vorhanden, wenn auch in einer einigermaßen veränderten Form. Fig. O

gibt das Habitusbild dieses *Cysticercoids* nochmals wieder und zwar in einer Gegenüberstellung zu der Normalform.

Die geschwänzte „Abart“ des *Cysticercoids* gab mir genug zu denken, und ich habe sie vorsichtig als *Cysticercus* sp. bezeichnet. Jetzt erscheint es leicht, dieselbe zu deuten. Wir haben es einfach nur mit zwei verschiedenen Wachstumsformen zu tun, die auf einer Störung der korrelativen Wachstumserscheinungen beruhen. Wahrscheinlich kam es in dem einen Fall nicht zur Bildung eines Hohlraumes innerhalb des Schwanzabschnittes, welcher sich deshalb nicht zu einer Schwanzblase umgestalten konnte. Der in seiner histologischen Differenzierung fortschreitende Vorderkörper konnte sich in die Schwanzblase, wenn keine da war, nicht einstülpen oder versenken, und so kam es zur Bildung dieser so abweichenden Form. Aber offenbar beharrte der Schwanzanhang in seiner Fähigkeit, bedeutend über das frühere larvale Maß zu wachsen, und dieses Anwachsen kommt in dem Umfange und der Verästelung des Schwanzanhangs zum Ausdruck.

Daß unsere Auffassung der Verschiedenheiten der einzelnen Larven durch Zuhilfenahme eines verschiedenen Ablaufes der Wachstumserscheinungen als einer gestaltbildenden Ursache nichts allzu hypothetisches ist, können wir noch auf eine andere Weise beleuchten. Für den morphologischen Vergleich ist dieselbe ohne weiteres von großer Bedeutung, da sie es ermöglicht, das Gleiche herauszufinden, aber diese Annahme steht auch in schönster Übereinstimmung mit unseren neueren Erfahrungen über die formbildenden Ursachen der tierischen Gestaltung. Wir müssen in Betracht ziehen, daß die verschiedenen Larvenformen in verschiedenen Tierklassen, in ganz verschiedenen Zwischenwirten leben und offenbar ganz verschiedener Einwirkung des sie umgebenden Mediums unterworfen sind. Ich finde, daß alte Autoren, wenn sie von der Finne als einer in einen unrichtigen Wirt verirrten Jugendform, die unter dem Einfluß der Körperflüssigkeit dieses Zwischenwirtes hydropisch entartet wurde, sprachen, eigentlich das Richtige getroffen haben. Nach unseren jetzigen Erfahrungen müssen wir annehmen, daß auf den Verlauf der Entwicklung, insbesondere auf die Ausbildung von Hohlräumen innerhalb des Körpers der Larve und die Einstülpungsprozesse die chemische Zusammensetzung der Körperflüssigkeit des Zwischenwirtes und ihre osmotischen usw. Wirkungen von einem wahrscheinlich sehr großen Einfluß sein müssen. Ich verweise in

dieser Beziehung auf die von HERBST experimentell erzielten Exogastrulae der Echinodermen, was wohl genügen wird.

Ich will bei dieser Gelegenheit nur auf einen Umstand hinweisen. Als von den in Entomostraken lebenden Cysticercoiden die Rede war, habe ich so nebenbei erwähnt, daß eine Eigentümlichkeit dieser Cysticercoide wohl nur sekundärer Natur ist, die nämlich, daß diese Cysticercoide bis zum Ende der Entwicklung ausgestreckt bleiben, obgleich doch die Cystenblase schon ziemlich früh in der Entwicklung als solche, d. h. als ein deutlicher Abschnitt, sich zeigt, in einem viel stärkeren Grade als bei dem Cysticercus *Lumbriculi*. Man könnte z. B. nach der Figur unserer Kopie aus SCHMIDT (Fig. G) erwarten, daß sich der vordere Körperteil sofort in die so entstandene Cyste hineinziehen werde. Dies geschieht jedoch erst viel später, und das Bild der Entwicklung ist ein solches, daß, hätte uns SCHMIDT nicht deren wirklichen Vorgang geschildert, wir die späteren Stadien für bereits „encystierte“, aber sekundär aus ihrer Cyste wieder hervorgestülpte Formen halten müßten, wie ich dies auch in meinen ersten Arbeiten tatsächlich getan habe. Offenbar sind jedoch hier die osmotischen usw. Wirkungen der Leibeshöhlenflüssigkeit tätig, und wir können diese besonderen Gestaltungsverhältnisse der Cysticercoide des *Taenia anatina*-Typus einfach den Exogastrulae HERBST's gleichsetzen.

Aus unseren Betrachtungen ergibt sich ein wichtiger Schluß, nämlich eine Antwort auf eine der in der Einleitung berührten Fragen.

Man darf künftighin nicht mehr fragen, welche von den verschiedenen Larvenformen der Cestoden, ob die Finne oder das geschwänzte Cysticercoide, den ursprünglicheren Zustand darstellt. Keine der existierenden Larven überhaupt ist ursprünglich im eigentlichen Sinne des Wortes! Die beiden Extreme — Finne — Cysticercoide — sind nur abgeleitete Formen, Modifikationen desselben einfacheren Grundtypus. Die zu beobachtenden Unterschiede der Larven sind zum Teil rein sekundär spezifischer Natur, d. h. die Larven sind deshalb verschieden, weil sie verschiedenen systematischen Abteilungen der Cestoden angehören. Der andere Teil der Unterschiede kann als im Prinzip unwesentliche Modifikationen der Wachstumsvorgänge infolge von sekundären Anpassungen aufgefaßt werden. In einer Anzahl von Fällen kommt es zu einer Cystenbildung, die jedoch, wie wir gesehen haben, von einer sehr verschiedenartigen Form sein kann, so

daß man, wollte man nach dem üblichen Schema vorgehen und den allerjüngsten Entwicklungsstadien eine so große Bedeutung beilegen, wie dies oft geschieht, sonst in ihrer äußerlichen Gestalt ganz gleiche Bildungen, z. B. die Cyste eines *Monocercus* und die Cyste eines schwanztragenden *Cercocystis*, nicht einfach homologisieren dürfte, sondern eigentlich für etwas ganz Verschiedenes halten müßte.

Aber eine Cystenbildung kommt nicht überall vor, wie schon bemerkt wurde, so z. B. nicht bei der *Caryophyllaeiden*-Larve und der *Plerocercoiden* überhaupt. Aber auch eine solche Larve läßt sich von der Grundform der einfachen Cestoden-Larve sehr leicht ableiten. Wir haben dies eigentlich schon früher getan, als wir das junge *Cysticercoid* aus *Lumbriculus* mit *Archigetes* oder mit der *Caryophyllaeiden*-Larve im allgemeinen verglichen. Die einzelnen Larven zeigen zwar recht verschiedenartige Modifikation der ursprünglichen weit einfacheren Grundform und erinnern noch teilweise an diese Urform, hier und da viel mehr als in anderen Fällen. Aber dies berechtigt uns noch keineswegs zu der Annahme, daß ein geschwänztes *Cysticercoid* ursprünglicher sein müsse als ein typischer Blasenwurm. Auch die *Cercocystis*, z. B. diejenige aus Entomostraken, kann sekundäre Anpassungen zeigen, und wir dürfen uns nicht ein geschwänztes *Cysticercoid* als ein phyletisches Durchgangsstadium einer echten Finne vorstellen. Die Entwicklung geschah durch einige wenige Wachstumserscheinungen von demselben Ausgangspunkt, aber voneinander ganz unabhängig nach allen möglichen Richtungen hin. Diese Möglichkeiten waren auf der einen Seite durch die sich gleichzeitig vollziehende systematische Differenzierung der Gruppe, auf der anderen Seite durch die biologischen Verhältnisse der Larvenlebens, wozu auch der Einfluß der Zwischenwirte gehört, gegeben.

Unsere Betrachtung führt uns deshalb auch zu dem Schluß, daß wir künftighin einfach sagen müssen, alle Cestoden-Larven lassen sich im Prinzip auf ein gemeinsames Schema zurückführen und erleiden nur bei verschiedenen systematischen Typen eine verschiedene Modifikation. In der Fachliteratur wird es sich der Bequemlichkeit wegen noch empfehlen, zum Zweck einer übersichtlichen Darstellung die schon eingeführten Bezeichnungen wie *Plerocercoid*, *Cysticercus* usw. zu gebrauchen, eventuell wenn es sich als nötig erweisen sollte, sogar noch weitere neue Termini zu schaffen, aber für eine allgemeine Darstellung können wir alle diese Bezeichnungen

fallen lassen und schlechthin von einer Cestoden-Larve sprechen. Allenfalls kann und muß man die einzelnen interessanteren Modifikationen dieser Larve bildlich oder nur schriftlich vorführen, aber es liegt kein Grund vor, diese Modifikationen mit besonderen Namen zu belegen.

Ich habe es als akademischer Lehrer immer mehr und mehr als einen unliebsamen Umstand empfunden, daß eine Anzahl von Termini technici immer weiter fortgeschleppt wird, die meistens nur im Zusammenhang mit dem historischen Gang der Wissenschaft ihre Bedeutung haben und nur so verstanden werden können. Wir gebrauchen diese alten Bezeichnungen, obgleich wir uns oft darunter etwas ganz anderes vorstellen, als sich die Urheber dieser Namen dachten. Ich finde es sehr bedauerlich, daß schon auch in den Elementarlehrbüchern der Zoologie oder, besser gesagt, immer noch auch in solchen Büchern eine große Menge von Bezeichnungen gebraucht wird, die nur das Gedächtnis der Studenten belasten und es gleichzeitig bedingen, daß sowohl die Studenten als auch die Lehrbücher selbst (soll der Umfang derselben nicht übermäßig wachsen) die neueren Ergebnisse der Wissenschaft, so z. B. die Grundprobleme der Entwicklungsmechanik oder der experimentellen Zoologie, überhaupt nicht in einem genügenden Maße aufnehmen können. Die Verfasser der zoologischen Lehrbücher können sich leider zu einer radikaleren Änderung, zum Wegwerfen des zahlreichen Ballastes, nicht entschließen, und man ist dann gegen seine bessere Überzeugung gezwungen, von manchem zu sprechen, weil eben die Studenten es in den gebräuchlichsten Lehrbüchern finden. Dies betrifft nicht nur die Cestoden-Larven, sondern auch vieles andere, z. B. alle die zahlreichen pelagischen Larven usw. Der junge Zoologe lernt nicht das Gleiche der Vorgänge, sondern erfährt gleich zu Beginn seiner Studien die zahlreichen historischen Namen, die einer Übersicht nur hinderlich sind. Und doch wären wenigstens die ärgsten Übelstände leicht abzuschaffen. Ebenso wie man einfach von einer Ephemeriden-, Käfer-Larve usw. spricht, so könnte man auch bei Plathelminthen einfach von Larven sprechen und die Bezeichnungen wie *Miracidium*, *Sporocyste*, *Redie* usw. weglassen, denn eine Schilderung der Metamorphose und der komplizierten Verhältnisse der cyklischen Fortpflanzung ist auch ohne diesen Ballast möglich.

Ich glaube, daß mancher der Kollegen mir diese Abschweifung vom eigentlichen Thema der Arbeit verzeihen wird.

6. Einiges über die phylogenetische Bedeutung der Cestoden-Larven.

Schon einige Einzelheiten der Darstellung in den vorhergehenden Kapiteln haben uns in eine Berührung mit der phylogenetischen Seite der Sache gebracht, und es wird angemessen erscheinen, auch auf diese Fragen einzugehen. Das Thema ist ebenso schwierig wie umfangreich, und es ist schon viel darüber geschrieben worden. Die Cestoden sind, das fühlt man, die nächsten Verwandten von Turbellarien und Trematoden, aber für die Ableitung derselben ergeben sich viele Schwierigkeiten. Die Abtrennung der Cestodaria als einer besonderen Gruppe hilft uns hier zunächst ebensowenig, wie uns die Abtrennung der Temnocephaloidea die Entwicklung der Trematoden aus Turbellarien erklärt.

Die Frage der Monozootie oder Polyzootie bleibt auch nach der Ausscheidung der Cestodaria s. str. bestehen, da Formen wie die Caryophyllaeiden, *Trienophorus* usw. übrigbleiben. Es bleibt auch der Zusammenhang der Polyzootie-Frage mit der Auffassung der Metamorphose oder Entwicklung der Cestoden, wozu sich noch die Frage der Zwischenwirte und ihrer phyletischen Entwicklung usw. gesellt. Es werden daher stets rein morphologische Probleme mit biologischen und phylogenetischen derartig verflochten, daß eine allseitig befriedigende Lösung dieses Knotens fast unmöglich erscheint. Man darf nicht erwarten, daß ich alle diese Fragen zu lösen versuche. Ich will nur aus meinen Untersuchungen dasjenige herausheben, was nach meiner Ansicht zu einigen Aufklärungen führen kann.

Die Cestoden sind in ihrer jetzigen Form Parasiten der Wirbeltiere. Ausnahme wie *Archigetes* kommt nicht in Betracht, da dieselbe leicht als sekundäre Anpassung an eine neotenische Larve erklärt werden kann. Aber auch die Trematoden sind Parasiten der Wirbeltiere und besitzen ebenfalls einen Wirtswechsel, sogar teilweise einen noch viel komplizierteren.

Die biologische Bedeutung der Zwischenwirte ist nicht zu erkennen. Bei dem jetzigen Entwicklungsgang der Cestoden-Larve ist eine Neuinfektion nur auf dem Wege einer Übertragung durch Zwischenwirt möglich. Die Grundbedingung dazu ist, daß das Tier in zwei verschiedenen Tierformen zu leben vermag. Wir haben gesehen, daß eine Cestoden-Larve, sogar ein Cysticeroid, eigentlich in einigen Fällen kaum etwas mehr ist als ein junger Bandwurm. Bei

Trematoden zeigt sich dies in einer noch viel auffallenderen Weise. Hier sind wir oft kaum berechtigt, von einer Larve überhaupt zu sprechen. Eine Cercarie ist nur eine unbedeutende Larvenform, und ein *Agamodistomum*, welches frei in seinem Zwischenwirt liegt, oft bereits die Anlage der Genitalorgane besitzt und auch in der Größe dem reifen Wurm nicht besonders nachzustehen braucht, ist eigentlich schon ein junges Tier. Die Frage der Zwischenwirte, resp. die phylogenetische Seite des Vorgangs, d. h. ob die Zwischenwirte die älteren ursprünglicheren Wirte der Trematoden und Cestoden darstellen, können wir aber gänzlich aus dem Spiele lassen. Für uns ist nur von Bedeutung, daß ein Trematode noch auf einer sehr fortgeschrittenen Stufe seiner Entwicklung frei leben, im Wasser sich bewegen kann und aktiv in ein Wirtstier einzudringen vermag. Die Verhältnisse des Süßwassers lassen spezialisierte pelagische Formen, wie wir solchen bei den Bewohnern des Meeres begegnen, im allgemeinen nicht zu, aber immerhin sehen wir, daß ein junger Trematode ein larvales Organ besitzt, welches ihm das freie Herumschwimmen während einer wenn auch nur kurzen Periode des Lebens gestattet. Es ist dies der Schwanz einer Cercarie. Wir könnten mit ein wenig Phantasie eventuell auch die seitlichen Lappen einer Redie mit den lappenförmigen Fortsätzen der sogenannten MÜLLER'schen Larve der Turbellarien vergleichen, doch kehren wir lieber wieder zu der Cercarie zurück. Das Charakteristische an einer Cercarie ist sicherlich der Schwanzanhang. Durch diesen Schwanzanhang erinnert eine Cercarie aber bedeutend an eine geschwänzte Cestoden-Larve, so daß man in die Versuchung kommt, beide Larvenformen einander gleichzusetzen, wie dies auch bereits geschehen ist. Sind wir aber zu einer solchen Annahme berechtigt? Wir haben eingangs aus dem Zitat aus HERTWIG gesehen, daß diese Ähnlichkeit nur eine oberflächliche ist. Es ist merkwürdig, daß bei zwei Tiergruppen, die wir doch als nächstverwandt ansehen müssen, eine Erscheinung, welche ein Unbefangener für gleichwertig erklären muß, nur eine oberflächliche Ähnlichkeit sein sollte. Es kommt hier gar nicht in Betracht, ob der Schwanz der Cercarie etwas Ursprüngliches ist oder eine sekundäre Anpassung, ein später entstandenes provisorisches Larvalorgan, welches die freie Bewegung nach dem Verlust einer Flimmerbekleidung ermöglicht. Dasselbe kann seine Geltung auch für die Cestoden-Larve haben, und wäre auch in beiden Fällen der Schwanz eine Neuerwerbung, was ich nicht direkt anzweifeln will, so hätten wir hier immerhin

eine parallele Erwerbung, die auf dieselbe Weise, an demselben Ort entsteht und deswegen bei einer morphologischen Vergleichung homologisiert werden kann. Ich behaupte daher, daß der Schwanz einer Cercarie und der Schwanz einer Cestoden-Larve einander gleichwertig sind.

In beiden Fällen handelt es sich, wie uns die Entwicklungsgeschichte lehrt, um eine unbedeutende Modifikation des larvalen Körpers, dessen hinterster Abschnitt auf der embryonalen Stufe der histologischen Differenzierung größtenteils stehen bleibt und nur bezüglich seiner Muskulatur, was ja eben mit Rücksicht auf seine Funktion natürlich ist, eine gewisse höhere Ausgestaltung erfährt.

Für mich ist es nicht zweifelhaft, daß die Cestoden-Larve früher freibeweglich war und sich, ebenso wie es die Cercarie noch heutzutage tut, mittels des Schwanzanhangs bewegte. Und ebenso glaube ich, daß die Cestoden-Larve ursprünglich, wie dies bei den Cercarien, resp. Trematoden-Larven vorkommt, aktiv in den Zwischenwirt oder, sagen wir lieber, da diese Bezeichnung schon ein wenig bestimmt phylogenetisch klingt, einfach Wirt, einzudringen imstande war. Die jetzt übliche Infektion des Wirtstieres per os, auf dem Wege des Darmtractus, auch da, wo es sich um in der Leibeshöhle lebende Parasiten handelt, scheint mir eine ganz sekundäre zu sein. Ich gehe noch weiter und neige zu der Ansicht, daß der Schwanzanhang der Cestoden-Larve kein so rudimentäres Organ, ein Überbleibsel aus uralter Zeit ist, sondern daß es, wenigstens in einigen Fällen nicht so lange her ist, daß derselbe wirklich benützt wurde.

Bei der Caryophyllaeiden-Larve können wir mit einer sehr großen Wahrscheinlichkeit annehmen, daß dieselbe sich in noch nicht so entfernter Zeit frei im Wasser bewegte, nicht vielleicht etwa, daß sie auf diese Weise in die Tubificiden, sondern in den Magen eines Süßwasserfisches gelangte. Es würde mich auch nicht überraschen, wenn bei den Caryophyllaeiden eine frei schwimmende erste Larvenform gefunden würde, ähnlich derjenigen von *Bothriocephalus*, und diese sich dann von außen her in die Tubificiden einbohren könnte. Man könnte auch auf die in Entomostraken und speziell in Copepoden lebenden Formen hinweisen. Bei diesen allen ist der Schwanzanhang recht bedeutend, und man kann sich vorstellen, daß dieselben auch ursprünglich in ihre Wirte von außen aktiv eindringen, wie ja die Hemiuriden-Larven, unter den Trematoden, wirklich noch in die Copepoden eindringen. Jetzt ist

es nicht mehr möglich, die Bildung der Cyste verhindert einen solchen Vorgang, aber in der Cystenbildung müssen wir sicherlich eine Anpassung an den Zwischenwirt erblicken.

Damit haben wir den wichtigsten Unterschied zwischen einer Cestoden-Larve und einem jungen Trematoden berührt. Der junge Trematode geht gänzlich oder nur unter Verlust eines ganz unbedeutenden Teiles seines Körpers in das geschlechtsreife Tier über, während bei einem Cestoden nicht nur der Schwanz, sondern unter Umständen auch noch ein bedeutender Teil des ursprünglichen Körpers, der Cystenteil, verloren geht. Ich habe auf diesen Unterschied bereits vor Jahren in einem Vortrage auf der Versammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Bonn hingewiesen, doch habe ich diesen Vortrag später nicht publiziert. Ich sah die Ursache dieses so verschiedenen Verhaltens in dem Umstand, daß ein junger Trematode eine Cysten kapsel auszuseiden vermag. Eine Cestoden-Larve kann dies nicht tun, da ihr geeignete Drüsen fehlen, und sie hilft sich durch eine Einkapselung in ihr Hinterteil. Dies ist um so leichter möglich, als bei den Cestoden überhaupt auch sonst ohnehin so wie so die hinterste Partie des Körpers während der Proglottidenbildung abgeworfen wird. Jetzt erscheinen mir diese Vorgänge in einem anderen Licht. Ich habe oben gezeigt, wie die „Einkapselung“ der Cestoden-Larve in ihrem einfachsten Modus geschieht und wie sie möglich ist. Ein junger Cestode zieht sich in sein Hinterende zurück, weil es ihm die Organisationsverhältnisse seines Körpers gestatten, ohne Rücksicht darauf, daß dies später zu einem Verlorengehen dieses Abschnitts führen könnte und wird. Besäßen die Cestoden einen Darmapparat, welcher bis in das Hinterende hineinreicht, so könnten sie sich wahrscheinlich auf die beschriebene Art und Weise nicht einkapseln.

Übrigens kommt es nicht überall bei den Cestoden zu einer Cystenbildung, manche Formen, wie die Plerocercoiden, gehen von der ursprünglichen Larve in einer viel einfacheren Weise in das geschlechtsreife Tier über, so daß sie noch das ursprüngliche Verhalten in gewissem Sinn zeigen. Daß gerade bei der Caryophyllaeiden-Larve in dem „Cystenteil“ des Körpers die wichtigsten Teile des Geschlechtsapparats liegen, mag nur im Anschluß an die obigen Bemerkungen erwähnt werden.

Wir haben behauptet, daß man den Schwanz einer Cercarie und den Schwanz einer Cestoden-Larve homologisieren kann, ungeachtet der Frage, ob wir dieses Gebilde für etwas Ursprüngliches

halten oder nicht. Es ist ja sehr fraglich, ob ein Schwanzanhang überall entwickelt sein muß. Ebenso wie es unter den Trematoden Formen gibt, welche keine Cercarien erzeugen, wobei man nicht so leicht entscheiden kann, ob dies eine sekundäre Modifikation, eine verkürzte, direktere Metamorphose ist, findet man auch bei den Cestoden Formen, denen ein Schwanzanhang vollständig abgeht. COHN hat zwar auf das Vorkommen von Schwanzanhängen bei den Cestoden-Larven viel Gewicht gelegt und auch auf meinen Befund eines Schwanzanhanges bei der *Caryophyllaeus*-Larve hingewiesen. Durch diesen Fund könnte die Tatsache, daß den wahren Plerocercoiden ein Schwanzanhang abgeht, in einem anderen Lichte erscheinen. In der Larve von *Caryophyllaeus* haben wir eben eine sehr ursprüngliche Plerocercoidform, und diese besitzt einen Schwanzanhang. Ich kann jedoch als Gegenstück dazu eine andere Larve erwähnen, welche doch zu den echten Taeniaden in einer gewissen verwandtschaftlichen Beziehung steht und welche des Schwanzanhanges vollkommen entbehrt. Es ist dies die *Ichthyotaenia*-Larve, welche seinerzeit GRUBER in Süßwassercyclopiden entdeckt hat und die ich in der neueren Zeit selbst zu beobachten Gelegenheit hatte. Diese Larve ist für die uns in dieser Arbeit interessierenden morphologischen Fragen von sehr großer Bedeutung, und ich werde mich mit ihr noch in den folgenden Kapiteln zu beschäftigen haben.

7. Das Problem der Orientierung des Cestodenkörpers.

In der neueren Zeit sind einige Stimmen laut geworden, welche einer gerade umgekehrten morphologischen Orientierung des Cestodenkörpers das Wort reden. Nach dieser Auffassung entspräche der Scolex in Wirklichkeit dem Hinterende. Als den Begründer einer solchen Ansicht können wir COHN (1907) anführen, doch ist es nicht richtig, wenn diese Auffassung als etwas gänzlich Neues betrachtet wird, wie dies auch seitens COHN's geschah. Dieser vermeintlich neue Versuch der morphologischen Orientierung des Cestodenkörpers ist nur eine Modifikation von Ansichten, welche schon viel früher von einigen älteren Forschern ausgesprochen worden sind.

Die Annahme, daß wir den Cestodenkörper bei einer morphologischen Betrachtung, resp. bei einem Vergleich mit Trematoden und Turbellarien gerade umgekehrt orientieren müssen, wäre an sich selbst nicht von einer so großen Bedeutung, wenn sich nicht, besonders infolge der Art, wie COHN diese Auffassung ausgearbeitet

hat, daraus einige folgenschwere Konsequenzen ergäben. Es handelt sich nicht nur darum, daß der Scolex oder das Scolexende dem Hinterende entsprechen soll, sondern auch um die Tatsache, daß den Cestoden überhaupt das Kopfbende fehlt! Wäre dies wirklich der Fall, so müßte in der Auffassung einer ganzen Reihe von Erscheinungen der gesamten Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Cestoden eine bedeutende Umwälzung stattfinden. Ein jeder Forscher, welcher sich mit den Problemen der Gestaltung des Cestodenkörpers beschäftigt, kann deshalb an solchen neuerdings geäußerten Meinungen nicht einfach vorbeigehen.

Es ist sofort klar, daß eine solche Auffassung zu einigen wirklichen Ungeheuerlichkeiten führt, auch wenn es den Anschein hat, als ob dieselbe auf der anderen Seite uns über einige schwierige Punkte der Naturgeschichte der Cestoden hinweghelfen könnte. Man sieht, daß auch ausgezeichnete Forscher, welche der neuen Auffassung keineswegs feindlich gegenüberstehen, wie KORSCHULT u. HEIDER in ihrem bewunderungswürdigen Lehrbuche, sich vollkommen der Schwierigkeiten bewußt sind, welche auf der anderen Seite aus einer solchen Auffassung entstehen würden, und deshalb, wenn wir uns so ausdrücken können, eine abwartende Stellung einnehmen. Doch gerade das Lehrbuch von KORSCHULT u. HEIDER zwingt mich, da es in dem über diese Probleme nicht eingehender orientierten Leser leicht den Eindruck erwecken könnte, daß an der Sache mehr ist, als eigentlich nach meiner Überzeugung darin steckt, zu den nachfolgenden Erörterungen.

Ich habe gesagt, daß die neue Auffassung zu Ungeheuerlichkeiten führen muß. Ich weiß, daß eine solche Aussage ein wenig stark ist und daß wir oft im weiteren Gang der Forschung zu Ergebnissen gelangen, welche unseren vielleicht noch lebenden Vorgängern ungeheuerlich erscheinen mußten. Wir müßten uns am Ende auch mit diesen Ungeheuerlichkeiten einfach abfinden. Immerhin aber muß man fragen und untersuchen, ob die neue Auffassung nur leichtfertig hingestellt wurde oder ob wirklich stichhaltige Gründe zu einer solchen Auffassung vorliegen. Sicherlich hat die Ontogenie in dieser Beziehung das erste Wort zu sprechen, da es sich um Vorgänge handelt, die sich in der Entwicklungsgeschichte der Cestoden abspielen, und auch COHN hat zur Begründung seiner Ansichten entwicklungsgeschichtliche Stützen herbeigezogen. Meine Ausführungen werden also daher auch zu einem großen Teil sich auf entwicklungsgeschichtliche Daten stützen. Ich werde unter-

suchen, ob in den Entwicklungsvorgängen des Cestodenkörpers sich irgendwelche Erscheinungen nachweisen lassen, welche im Sinn der neuen Auffassung oder als Beweise zu ihrem Gunsten angesehen werden könnten.

Ehe ich jedoch zur kritischen Erörterung dieser Fragen übergehe, finde ich es unumgänglich notwendig, noch verschiedene andere Punkte auseinanderzusetzen. Manches in dem Vorgehen der Autoren wie COHN und WATSON scheint mir vom methodologischen Prinzip vollkommen verfehlt zu sein!

Dies betrifft insbesondere die physiologische Seite der Beweisführung der erwähnten Autoren, resp. die Art und Weise, wie diese Autoren im Prinzip rein physiologische Probleme zur Umdeutung rein morphologischer Vergleichsreihen benützen.

Da haben wir zunächst das Problem der Locomotion!

Schon bei COHN lesen wir (l. c., p. 55): „so sind wir berechtigt, das hakentragende Ende, das sich in der Bewegung nach vorn kehrt, als das Vorderende der Oncosphäre zu bezeichnen“. Aber es kommen noch schlimmere Ansichten. WATSON (l. c., p. 421) findet, daß bei den Cestoden „their endoparasitic and attached mode of life makes it impossible, in general, to settle the matter by the test ordinarily applied, that of the locomotion“. Schon diese Aufstellung muß auf das schärfste kritisiert werden, ebenso wie die zitierte Bemerkung COHN's, doch lassen wir das einstweilen und lesen weiter: „It is of peculiar importance for the problem of cestode orientation in general, that these relations should be well established in *Gyrocotyle*, for there is no functional antero-posterior orientation in the adult merozoic cestode and the problem there is one of comparative morphology and phylogenetic development. Since *Gyrocotyle* is in every respect a primitive, relatively simple form, parasitic in one of the most ancient of vertebrates, it seems reasonable to assume that this cestode may give some hints as to the extremity at which the ancestral cestode most probably developed its organ of firm attachment. Observations of the living animal have shown, that in *Gyrocotyle* there is still a definite antero-posterior orientation, due to the fact, that it is not a permanently attached form but is still capable of locomotion“ (l. c., p. 422).

Wir haben hier wieder einen jener Fälle, welche, wie auch einer anerkennen muß, der wie der Schreiber dieser Zeilen in der höchsten Blütezeit der phylogenetischen Betrachtungsweise und Strömung herangewachsen war und dieselbe sozusagen mit ins Blut

aufnahm, so daß er sich von derselben nicht loszulösen vermag, zur Mißachtung der phylogenetischen Methode führen müssen. Wir sehen, daß phylogenetische Spekulationen mit verschiedenen anderen Problemen gemengt werden, ohne daß sie uns zu einer Lösung des wirklichen Problems zunächst etwas helfen könnten.

Vom Standpunkte der vergleichenden Anatomie ist es für uns von Bedeutung, da wir nun einmal die Cestoden und Trematoden miteinander vergleichen müssen, zu erfahren, welches der beiden Körperenden einer *Gyrocotyle* dem Vorderende, d. h. dem Mundende, eines Trematoden entspricht. Ob die von WATSON gegebene Darstellung (vgl. WARD) eine richtige ist, kommt für die eigentlichen Probleme und auch für die phylogenetische Betrachtung nicht in Betracht!

Wie sich der historische Übergang von einem ursprünglichen einfachen, keine Proglottidenkette bildenden Cestoden zu einer Kettenform abgespielt hat, mag vorerst unberührt bleiben. Aus einer Analyse der Erscheinungen ergibt es sich zunächst, daß es zwei Hauptmöglichkeiten (ich sage Hauptmöglichkeiten, da doch, theoretisch genommen, auch andere möglich wären) gab. Die Form hätte sich ebensogut mit jedem der Körperenden fortgesetzt haben können. Man setzt sich bei der Betrachtungsweise WATSON's nur allzu leicht hinweg über die so verschiedenartigen Gestaltsmodifikationen der Trematoden, welche Tierklasse keinen Strobilationsprozeß zeigt, obgleich immer wieder auf den Vergleich mit den Trematoden, und zwar derjenigen, welche an ihrem Hinterende einen komplizierten Anheftungsapparat besitzen, hingewiesen wird.

Man kann sich ganz gut vorstellen, daß die einzelnen früheren einfachen Cestoden, die ungefähr den jetzigen Cestodaria gleich waren, Anheftungsapparate an verschiedenen Körperenden resp. Körperteilen bilden konnten, ebenso wie die Trematoden. Die spätere Proglottidenbildung würde dann jedenfalls in jedem der Fälle Modifikationen erlitten haben. Die Gründe, warum die Ahnenform der gegliederten Cestoden sich mit einem bestimmten Pol festgesetzt hatte, waren wohl schon von Anfang an, vor der Festsetzung sei es als Ecto- oder Endoparasiten, gegeben. Die von mir beanstandete Art des phylogenetischen Theoretisierens ist, daß sie uns keineswegs kausal erklären kann, warum z. B. eine Form wie *Triaenophorus* nicht etwa Anheftungsorgane an beiden Enden des Körpers besitzt, ebensowenig wie die verschiedenartigen anderen analogen Verhältnisse, die sich damit vergleichen ließen, z. B. die Verhältnisse von

Branchioldella, der Hirudineen usw. Es ist von keinem Nutzen, die phylogenetischen Fragen mit den morphologischen Problemen, bevor wir über die wahren Ursachen der Entwicklung genügend aufgeklärt sind, zu verflechten. Da wir aber schon einmal bei der Sache sind, so möchte ich mit Bezug auf die Arbeit von Frl. WATSON noch einiges bemerken.

Nach WATSON ist *Gyrocotyle* eine ursprüngliche Form, vielleicht eine Ahnenform, die überdies noch in einem der ältesten Wirbeltiere ihr Leben fristet. Könnte man nicht mit ganz gleichem Recht erwarten, daß diese Form Zeit genug gehabt habe, sich am weitesten zu entwickeln, und daß wir in den jüngeren Wirtstieren die jüngeren Übergangsformen antreffen dürften? Ich will keineswegs die Altertümlichkeit der *Gyrocotyle* und der Cestodaria überhaupt bestreiten, aber als direkte Ahnenformen können wir dieselben nicht so einfach hinstellen. Ahnenformen können wir viel eher z. B. in Turbellarien erblicken. Der historische Gang der Entwicklung war nicht so einfach. Die Möglichkeit zu einer Weiterentwicklung mußte vorhanden sein, und wahrscheinlich gab es eine solche Möglichkeit bei den jetzigen Cestodaria nicht. Dieselben sind (mit *Gyrocotyle*) alte Formen, die in mancher Beziehung primitive Verhältnisse zeigen, aber sie sind auf dem Zustand geblieben und geben uns wenig Aufschluß darüber, wie bei anderen Gruppen, die sich von derselben Basis nach einer anderen Richtung hin entwickelten, der Vorgang der Anheftung und Proglottidenbildung vor sich ging.

Auf die unnötige und unrichtige Verquickung von phyletischen Fragen mit dem einfacheren morphologischen Problem werde ich noch zurückkehren. Das schon gesagte genügt zunächst, und ich gehe zu dem über, was ich eigentlich im Sinne hatte und wovon ich nur durch die Äußerungen der WATSON abgeleitet wurde, d. h. der Locomotion der Cestoden resp. seiner jungen Larve.

Ich betone es vorerst ganz im allgemeinen, daß es nach meiner Ansicht nicht so ohne weiteres erlaubt sein kann, aus der Locomotion resp. aus der Richtung, in welcher sich ein Tier, resp. sein frühes Entwicklungsstadium bewegt, Rückschlüsse auf die morphologische Bezeichnung seiner primären Achse, auf die Bezeichnung einzelner Körperabschnitte zu ziehen. Die Art und Weise, wie sich ein Tier bewegt, ist in erster Reihe durch die Ausgestaltung des Körpers und seiner Bewegungsapparate bedingt. Abgesehen davon, daß bei den Cestodaria diese Verhältnisse noch nicht eindeutig und über jeden Zweifel erhaben erkannt sind, ist es nicht natürlich,

zu erwarten, daß das Vorhandensein von Anheftungsapparaten an verschiedenen Stellen des Körpers hier von allergrößter Bedeutung sein muß? СОНН selbst bemerkt, als er von der Bewegung der Oncosphäre spricht, daß dieselbe, weil sie sich mit Hilfe ihrer Haken als Bewegungsorgane bewegt, „sich mit dem haketragenden Ende nach vorn fortbewegen muß“. Fühlt man da nicht deutlich, daß damit die Beweiskraft der Fortsetzung, welche bereits oben zitiert wurde, vollkommen entkräftet wird? Eine Oncosphäre kann sich einfach nicht anders bewegen in den Geweben des Wirtstieres usw., aber dies sagt nichts über die morphologische Auffassung der Körperachse aus!

Man darf bei der Behandlung der Bewegung übrigens nicht vergessen, daß die Bewegung der Cestoden eine sekundär veränderte ist, was mit dem Verluste des Flimmerkleides als des wichtigsten Locomotionsapparats der freilebenden Plathelminthen, d. h. der Turbellarien, zusammenhängt. Wir können nicht einfach von einer progressiven Locomotion sprechen, wie bei Turbellarien oder noch einer *Miracidium*-Larve. Die bekannten Bewegungserscheinungen eines Cestoden, sein Zusammenziehen und Ausdehnen sind derart, daß sie uns für das Orientierungsproblem, auch wenn es erlaubt wäre, aus der Bewegungsrichtung allein Schlüsse zu ziehen, nicht nützlich sind.

Eine Berufung auf die Richtung der Bewegung ist jedoch noch aus einem anderen Grunde nicht eindeutig, um als ein Beweis der morphologischen Orientierung dienen zu können. Die Bewegung des Scolex geschieht in entgegengesetzter Richtung wie diejenige der Oncosphäre. Da ist mit einem Male die Bewegung von keiner Bedeutung! Der Scolex ist ja das Hinterende, und nur das Vorhandensein von beweglichen Anheftungsapparaten verursacht es, daß hier scheinbar das eine Ende des Körpers sich nach vorne bewegt. Einfache Formen wie *Archigetes* und *Caryophyllaeus* bereiten da zwar eine gewisse Schwierigkeit, aber man kann annehmen, da ja diesen Formen ein Larvenschwanz zukommt, daß hier wirklich das Kopfende verloren geht. Doch wir haben das Plerocercoid der *Ichthyotaenia*, wo überhaupt der Schwanz nicht gebildet wird. Die Verhältnisse der Bewegungsorgane und Anheftungsapparate am Scolex, besonders da, wo dieselben noch einfacher sind, sind nach meiner Ansicht sehr lehrreich für die Erörterung der uns hier interessierenden Fragen. Bei der Begründung des neuen Orientierungsversuches des Cestodenkörpers wird die Sachlage so geschildert, als

ob die Festsetzung des Körpers mit dem Hinterende und die Ausbildung von Anheftungsapparaten an demselben eine der Ursachen wären, welche zu der späteren Umgestaltung des Cestodenkörpers, der sein Kopfende verlor, führten. Besonders deutlich finden wir dies bei WATSON. Diese stellt sich die Vorgänge, wie wir annehmen müssen, so vor, daß eine freilebende Form zu einem Parasiten, durch Erwerben von Anheftungsapparaten sessil wurde und später zur Proglottidenbildung, zur Strobilation überging. Dies ist schon an und für sich teilweise sehr problematisch, wird aber noch mit anderen ganz heterogenen Anschauungen verquickt. Es liegt hier auch implicite der Gedanke zugrunde, daß der merozoische Cestode eigentlich ein Tierstock ist und daß sich seine Proglottidenbildung mit den Wachstums- und Knospungserscheinungen und zwar auf eine ganz bestimmte Weise vergleichen läßt. Mir scheint es jedoch ganz gesichert, daß die historischen Vorgänge sich auf ganz andere und mannigfaltigere Art abgespielt haben könnten, und daß insbesondere die Möglichkeit der Proglottidenbildung schon vor der Festsetzung und dem Erwerben von Anheftungsapparaten gegeben war. Die Anheftungsapparate der Cestoden sind eben sehr verschiedenartig gestaltet, genau wie die analogen Strukturen der Trematoden und Turbellarien, und es läßt sich nicht ein tieferer kausaler Zusammenhang derselben mit der Proglottidenbildung nachweisen. Die Verhältnisse der Bothriocephaliden sind hier, wie gesagt, lehrreich. Mit ähnlichem Recht wie *Gyrocotyle* können wir auch einen *Caryophyllaeus* in mancher Beziehung als primitiv bezeichnen, und es könnte darüber gestritten werden, ob wir diese und verwandte Formen eigentlich als sessil betrachten sollen. Jedenfalls aber stehen die flachen Bothridien einer Riesenform wie *Bothriocephalus* in keinem Verhältnis zu dem komplizierten Klammerapparat eines *Polystomum*.

Neben der Locomotion der Cestodenlarve wurden auch die Wachstumserscheinungen des proglottierten Cestoden im Vergleich mit dem Wachstum des Annulatenkörpers als ein Beweis der Richtigkeit der umgekehrten Orientierungsweise des Cestodenkörpers angeführt.

Eine solche Gegenüberstellung von zwei verschiedenen Tierklassen ist unstatthaft, und die Unrichtigkeit eines solchen Vorgehens besteht darin, daß erstens zwei so verschiedene Tierklassen wie ein Plathelminthe und ein metamer segmentierter Wurm untereinander überhaupt verglichen werden, daß aber auch zweitens, wenn

diese Tierklassen schon verglichen werden, zwei ganz heterogene Dinge verglichen werden. Für den prinzipiellen Standpunkt ist es dann schon von einer nur untergeordneteren Bedeutung, wenn bei einem solchen Vergleich die gegebene Darstellung überhaupt nicht immer dem tatsächlichen Verlauf der Erscheinungen entspricht.

Das „unglückliche Mesoderm“ hat hier wieder einmal einen seiner bösen Streiche gespielt. Man darf nicht das Wachsen einer parenchymatösen Form mit dem Wachsen einer Tierform mit metamer segmentiertem Cölom vergleichen. Es sind das zwei grundverschiedene Erscheinungen. Eine Planarie wächst anders als ein Annulat, oder wenigstens in gewisser Hinsicht anders. Wenn man von Wachstumserscheinungen spricht, so muß man das Wachsen eines Cestoden mit dem Wachsen eines ungegliederten Plathelminthen, mit dem Wachsen eines Trematoden oder einer Turbellarie vergleichen. Und man darf nicht vorerst das Wachsen der Proglottidenkette, über deren wahre Deutung man noch im Ungewissen ist, mit dem Wachsen der Planarie vergleichen, sondern nur das Wachsen einer einfachen Form, eines jungen *Caryophyllaeus* usw. Auch die Wachstumserscheinungen bei schon bestimmten spezialisierten Larvenzuständen, z. B. bei den geschwänzten Cysticercoiden, sind noch hierher zu rechnen. Eine solche Larve wächst genau so wie ein junges Turbellar. Man kann hier nicht von einer Wachstumszone und von einem serialen Wachsen, von einem bestimmten neues Material liefernden Körperabschnitt sprechen. Auch wenn es zu einer Streckung des Körpers kommt und wenn das Tier nicht vielleicht überall gleichmäßig weiterwächst, so betrifft das Wachsen doch alle Partien des Körpers, auch die Scolexpartie des Körpers. Die weiteren Vorgänge, die sich später bei den Proglottiden bildenden Cestoden einstellen, sind schon keine einfachen Wachstumserscheinungen, obgleich sie natürlich mit denselben zusammenhängen müssen.

Der Vergleich mit dem wachsenden Hinterende eines Annulaten kann nicht nur morphologisch nicht zugelassen werden, sondern beruht dazu noch auf falscher physiologischer Vorstellung. Er ist auf der Annahme begründet, daß die immer neu hinzukommenden Segmente das segmentierte Tier produzieren, während umgekehrt das als eine physiologische Einheit zu denkende Tier die Segmente bildet und dadurch segmentiert wird. Wie das Tier dies zustande bringt, ist seine Sache, und wir sind berechtigt, den Ablauf eines solchen Geschehens zu erforschen. Jedenfalls ist aber ein Annulat auf seine

Art segmentiert nicht etwa deswegen, weil in seiner frühen Periode die Mesodermstreifen mit ihren bekannten Wachstumsgesetzen angelegt werden, sondern die Entwicklung verläuft so, weil sie a priori zielstrebig sein muß, zu der Endform führen muß. Eine Hervorbringung immer neuer Segmente in der Kopfgegend, die eine besondere für das Leben des Tieres wichtige physiologische Bestimmung hat, wäre nicht so leicht möglich. Wären die Annulaten nicht vielgliedrig und epimorph, wäre die Zahl der Segmente oder Cölomsäcke schon a priori ganz klein, z. B. nur drei, so würden wir wahrscheinlich sehr schwer von einem serialen Wachstum sprechen können, ebenso wie wir es nur schwer bei einer *Sagitta* oder gar einem Mollusk tun können.

Die Proglottidenbildung der Cestoden ist jedoch viel mehr als einfaches Wachsen. Wollen wir dieselbe mit etwas vergleichen, so könnten wir diesen Vorgang viel eher mit der Teilung eines einfachen Turbellars vergleichen.

Wenn wir dies tun, so kommen wir zu einer ganz anderen Auffassung als COHN und WATSON.

Betrachten wir eine sich querteilende Planarie, so müssen wir gänzlich absehen davon, was mit dem hinteren Teilstück weiter geschieht, und nur der Tatsache eine Aufmerksamkeit schenken, daß sich die übrigbleibende Vorderhälfte des Muttertieres wieder teilt und dies sich mehrmals wiederholen kann. Die Teilungszone nähert sich immer mehr dem Kopfende, resp. würde sich nähern, wenn das Tier nicht wieder heranwüchse. Dies geschieht nach der Art der Wachstumsgesetze des Tieres, ist keineswegs ein seriales Wachsen und auch nicht eine einfache Regeneration der abgetrennten Teile, sondern ein viel komplizierterer Vorgang, bei welchem auch die Erscheinung zutage tritt, welche MORGAN mit der Bezeichnung *Morphallaxis* belegte. Überdies finden wir, daß eine solche fortgesetzte Querteilung in vielen (wenn nicht in allen) Fällen zu einer merklichen Verkleinerung des Körpers führt, so daß vom deskriptiven Standpunkt aus die Querteilungslinie wirklich dem Kopfende sich immer mehr nähert. Damit ist eine richtige Basis für die Beurteilung der Vorgänge am Cestodenkörper schon gegeben.

Doch wir haben noch einen komplizierteren Vorgang der Teilungserscheinungen, z. B. bei Catenuliden. Hier führt die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Querteilung zur Bildung von zusammenhängenden Zooidenketten, wenn auch von einem teilweise nur vorübergehenden Bestand. Auch hier müssen wir von

dem Umstand absehen, daß das hintere Zooid noch vor seiner Lösung von seiner Mutter wieder neue Tochter- resp. Enkelindividuen produziert und nur das Muttertier im Auge behalten. Dieses bringt, noch bevor sich das erste Tochterindividuum losgelöst hat oder zur Produktion von Enkelindividuen schreitet, schon wieder ein neues zweites Tochterindividuum hervor, welches proximalwärts gelegen ist. Wir haben da eine dreigliedrige Kette vor uns, die mit dem Scolex und den zwei ersten Proglottiden verglichen werden könnte, wobei es sich ergeben wird, daß in beiden Fällen die Orientierung genau die gleiche ist. Die Verhältnisse sind so einfach und klar, daß ich nicht begreife, daß man zwar das wachsende Hinterende eines Annulaten zum Vergleich heranziehen konnte, an diesen Erscheinungen aber vorbeiging!

Gegen einen Vergleich mit Annulaten haben wir oben protestiert, aber man kann immerhin auch dies tun, doch in einer ganz anderen Weise. Wir dürfen nicht fragen, wie Annulaten wachsen und wo sie wachsen, sondern wie sie sich bei einer Querteilung verhalten. Dabei kommt man auf etwas ganz anderes hinaus als COHN. Es wiederholen sich nur die Tatsachen der Vergleichen mit Turbellarien.

In einfachen Fällen, z. B. Schema A der fig. 432 bei KORSCHULT u. HEIDER (ich berufe mich der Bequemlichkeit halber auf dieses allbekannte Handbuch), *Chaetogaster* betreffend, hat man genau das Gleiche wie im ersten der bei einer Planarie angezogenen Fälle. Das Schema B derselben Figur (seriale Teilung von *Autolytus*, *Myrianida*) oder die fig. 440 (*Myrianida*-Stock) geben jedoch Bilder, die noch deutlicher sind als eine Catenuliden-Kette. Es tut mir leid, daß ich alle diese bekannten Sachen hier nochmals wiederholen mußte, doch es ließ sich dies nicht umgehen. Das Resultat aber ist, daß, soweit man die Vorgänge bei Annulaten in Vergleich ziehen kann, dieser Vergleich im Gegenteil auf das Entschiedenste gegen die umgekehrte Orientierung des Cestodenkörpers spricht!

Die bisherigen kritischen Erörterungen waren hauptsächlich nur methodologischer Art. Unsere weiteren Einwendungen gegen die neue Lehre sind von ganz anderer Natur. Ich teile nicht vollkommen die Ansicht von KORSCHULT u. HEIDER, daß die neue Auffassung einige Schwierigkeiten des Problems der Orientierung bei knospenden oder proliferierenden Cestoden, resp. deren Jugend-

stadien beseitigen könnte. Für mich, bei meiner Auffassung der Cestodenentwicklung, sind diese Schwierigkeiten nicht so groß.

Einen wirklichen Vorteil der neuen Auffassung, falls dieselbe richtig wäre, würde ich darin sehen, daß sie uns vielleicht eine Erklärung über das Fehlen des Verdauungsapparats bei den Cestoden gäbe. Nach der Auffassung geht auf einer frühen Entwicklungsstufe (oder ging im Laufe der phyletischen Entwicklung) ein Teil des Körpers und zwar der Vorderkörper verloren. Man könnte annehmen, daß der darmliefernde Keimbezirk rudimentär oder abgeworfen wurde. Da aber eine solche Auffassung vieles Bedenkliche an sich hat, so wird es erlaubt sein müssen, sich die objektive Natur der angeführten Gründe näher anzusehen. Man kann den Verfechtern der neuen Lehre, z. B. COHN, nicht die Anerkennung versagen, daß sie sich offenbar eine ansehnliche Mühe gegeben haben, recht vielerlei zur Stütze ihrer Ansichten zusammenzubringen.

Einer der Wege wurde in dem Verhalten der Cestodariier gefunden. Es wurde ein Versuch gemacht, auch einige Vertreter dieser systematischen Gruppe anders, richtiger zu orientieren, als dies früher geschah. Für einen Vergleich der Cestodaria mit Trematoden ist eine richtige Orientierung der Cestodaria gewiß von großer Bedeutung, und gewiß ist eine bessere Kenntnis der schwer zugänglichen Vertreter dieser Gruppe nur wünschenswert. Auch wenn zugestanden werden müßte, daß alles in den Arbeiten von COHN (über *Amphilina*) und WATSON (über *Gyrocotyle*) richtig ist, daß sie die morphologische Deutung der einzelnen Körperenden richtig fassen, so ist damit noch nichts gewonnen für das Orientierungsproblem der eigentlichen Cestoden. Auch wenn das Rosettenende der *Gyrocotyle* dem Hinterende eines Trematoden entspricht, so ist damit noch nicht bewiesen, daß das Rosettenorgan dem hinteren Haftapparat einer Heterocotylee einfach homologisiert werden kann. Und ebenso wenig ist damit bewiesen, daß die Rosette von *Gyrocotyle* etwa dem Rostellum der Cestoden entspricht. Man darf ja auch nicht so leicht behaupten, daß die flachen Sauggruben eines *Archigetes* dem Rostellarapparat der Taeniaden und ihren Acetabula entsprechen. Das alles sind Bildungen, die zwar an demselben Körperende vorkommen, aber jedenfalls sehr verschiedene Dinge, Bildungen sui generis, sind. Die Entstehung der Cestoden aus Cestodariern oder aus Cestodaria-ähnlichen Vorfahren ist in ihrem späteren Gang noch ganz unklar, und deshalb hat es für uns keinen Sinn darüber zu streiten, wo das Vorderende eines Cestodariers liegt. Wir wissen ja zur Ge-

nüge, wo das Kopfende eines Turbellars oder eines Trematoden ist, und es kommt darauf an, welches Ende eines Vertreters dieser Tierklassen wir mit dem Scolexende eines Cestoden homologisieren dürfen und ob es anatomische und embryologische Tatsachen gibt, welche für die Betrachtung des Scolex als ein Hinterende sprechen.

Aber auch so erscheint es nicht über jeden Zweifel erhaben daß COHN und WATSON unbedingt Recht in ihrer Darstellung der Organisationsverhältnisse der Cestodaria haben. Ich selbst konnte bereits vor Jahren durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Kollegen CORI, von welchen ich während eines Besuches der k. k. zoologischen Station zu Triest das wertvolle Material erhielt, *Amphilina* aus eigener Anschauung kennen lernen, und mir scheinen die Beweise COHN's nicht so ganz stichhaltig zu sein. Vielleicht komme ich noch später dazu, einige Resultate meiner Untersuchung von *Amphilina* in extenso zu publizieren, in dieser Arbeit werde ich mich nur mit einigen späteren Hinweisen auf diese interessante Form begnügen.

Jedenfalls sprechen die Verhältnisse des Nervensystems von *Amphilina* und *Gyrocotyle* nicht ganz eindeutig für eine umgekehrte Orientierung dieser beiden Formen. Diese Befunde beweisen nur, daß die *Heterocotylea* ein viel komplizierteres Nervensystem besitzen als die *Malacocotylea* und als die Cestoden. Die anatomisch-physiologischen Gründe für das etwas verschiedene Verhalten der beiden Hauptgruppen der Trematoden sind leicht zu ersehen. Sie ergeben sich aus dem Umstand, daß am Hinterende der *Heterocotylea* sich ein komplizierter Klammerapparat befindet, welcher einen komplizierten Apparat von motorischen und sensorischen Nerven erfordert.

Ich gestehe ganz offen, daß ich absolut nicht begreifen kann, was WATSON in ihrer Arbeit im Sinn hatte, als sie auf tab. 47 in fig. 78 das scoleale Nervensystem einer *Taenia* (Kopie aus TOWER) und in fig. 79 das Nervensystem eines *Tristomum* aus LANG (in der Figurenerklärung steht fälschlich Triclade) gegenüberstellte. Konnte sie glauben, diese Figuren bewiesen, daß der Scolex dem Hinterende von *Tristomum* entspricht? Der unbefangene Leser könnte meiner Ansicht nach nur zu dem Schluß kommen, daß mit Rücksicht auf das Nervensystem eigentlich auch die Trematoden umgekehrt werden müssen! Würde man so verfahren, so könnte man mit kaum geringerer Berechtigung das hintere Ende des Bauchstranges einer Hirudinee für das eigentliche Gehirn erklären!

Versuchen wir ein Turbellar oder einen Trematoden mit dem Cestoden zu vergleichen, so ergeben sich keine so großen Schwierigkeiten bei der bisher üblichen Auffassung. Die historische Einleitung in der Arbeit COHN's ist nicht richtig. Die angenommene „unrichtige“ Orientierung des Cestodenkörpers beruht nicht auf einer oberflächlichen Ähnlichkeit, wurde nicht nur so einfach hingenommen, sondern deswegen, weil dies dem Gang der Erkenntnis der inneren Organisation entsprach. Über die wahre Natur der parasitischen Plathelminthen war man lange im unklaren, und schon die alten Namen wie *Distomum*, die noch aus dieser Zeit herrühren, beweisen dies. Man erkannte erst viel später die Organisationsähnlichkeit der Turbellarien und Trematoden und auch die Ähnlichkeiten des Baues der Trematoden und Cestoden. Viele Verhältnisse, z. B. recht viele Einzelheiten des Excretionsapparats der Cestoden, lassen auch im Rahmen der bisherigen Anschauung einen Vergleich möglich erscheinen. Die neueren anatomischen Angaben über das Nervensystem der Cestodarien sind keineswegs derart zwingend, daß wir annehmen müßten, daß das Gehirn eines *Caryophyllaeus* usw. dem Gehirn einer Turbellarie, eines Trematoden nicht entspricht, daß diesen Formen überhaupt das ursprüngliche Plathelminthengehirn abgeht. Bei diesem Vergleich können wir auf eine Seite hinweisen, die für uns viel besagt.

Ich habe im obigen das geschwänzte Cysticercoïd mit einer geschwänzten Trematoden-Larve, mit einer Cercarie, verglichen. Obgleich ich beide Larven als identisch, resp., vorsichtiger ausgedrückt, als vergleichbar betrachte, so begreife ich doch, daß man in dieser Beziehung einer anderen Ansicht sein und den Cercarienschwanz für etwas anderes als den Schwanz eines Cysticercoïds halten kann. Aber ganz anders verhält sich die Sache, wenn wir uns auf den Boden der Auffassung von der umgekehrten Orientierung des Cestoden stellen. Da haben wir nebeneinander von zwei unbestritten nächstverwandten Tiergruppen zwei habituell ganz ähnliche, ja identisch gestaltete Larvenformen. Und doch welcher Unterschied! Bei der Cercarie ist der Schwanz ein Anhang des Hinterkörpers, bei dem Cysticercoïd entspricht der Schwanz eigentlich dem Vorderende. Klingt das nicht ungeheuerlich? Die Annahme eines Verlorengehens des Kopfes bei den Cestoden ist eine so bedeutungsvolle, daß sehr überzeugende Beweise dafür beigebracht werden müßten. Ich glaube, daß COHN keineswegs das Verhalten der sogenannten *Taenia malleus* als einen Berechtigungsgrund für

seine Auffassung in Anspruch nehmen kann. Ihm scheint, daß hier ein Fall vorliegt, wo die Verteidiger der alten Auffassung zugestanden haben, daß ein Tier von dem Charakter eines Cestoden (wozu noch die Bezeichnung Entoparasit eigentlich dienen soll, begreife ich nicht) auch ohne Kopf existieren kann, und: „Dieses Zugeständnis nehme ich auch für die von mir vertretene Orientierung der Cestoden in Anspruch“ (l. c., p. 59 Anmerkung 3). Der Sachverhalt ist hier jedoch ein ganz anderer. COHN selbst sagt, daß die alte Auffassung nicht richtig ist, daß der Scolex von *Taenia malleus* kein Kopfende ist; es läge ja daher nichts besonderes dabei, wenn ein Tier den hinteren Teil seines Körpers einbüßt, das ist für den Organismus doch etwas ganz anderes, als wenn es kein Kopfende mit Gehirn besitzt! Nach der Auffassung von COHN hätten wir in der *Taenia malleus* ein ganz absonderliches Geschöpf vor uns, ein Tier, welchem wie allen übrigen seiner Stammgenossen der Kopf abgeht, dem aber auch der Hinterteil fehlt. Also einen Mittelkörper, welcher als ein selbständiger Organismus sich am Leben erhält. Das Weiterleben der Form ist bei der Art der Nahrungsaufnahme (dahin deutete vielleicht die Bezeichnung Entoparasit) leicht begreiflich und gleicht dem Weiterleben und Heranwachsen der abgelösten Proglottiden der Tetraphyllidea. Der Vorgang selbst muß aber anders aufgefaßt werden. Wir wissen, daß auch die *Taenia (Fimbriaria) malleus* einen Kopf besitzt. Den Kopf davon habe ich selbst im Cysticeroid beschrieben, ohne von der Zugehörigkeit zu der bestimmten Taenienform natürlich etwas vermuten zu können. KOWALEWSKI hat dann später die Verhältnisse aufgeklärt und die Pseudoscolex-Bildung skizziert. So wie die Sache liegt, ist sie für mich eigentlich nur ein Beweis des Nichtvermögens der Cestoden zu einer richtigen Regeneration. Es würde sich meiner Ansicht nach sehr empfehlen, von diesem Standpunkt aus die Verhältnisse der Pseudoscolex-Bildungen gründlich zu studieren. Der Fall ist im Prinzip nichts anderes als das am Leben bleiben einer nicht regenerierten Form. Bei einem Endoparasiten ist das leicht begreiflich, aber ich kann aus meiner eigenen Erfahrung ein noch besseres Beispiel dazu liefern. Nach den nicht publizierten Beobachtungen von JANDA können die kopflosen nicht regenerierten, nur in der Schnittfläche verheilten Stücke des Annulaten *Rhynchelmis* noch jahrelang weiter leben, wobei sie, da sie keine Nahrung aufnehmen können, bedeutend zusammenschrumpfen. Die *Taenia malleus*

mit ihrem *Pseudoscolex* besitzt für das Orientierungsproblem der Cestoden keinen Wert!

Das Verlorengehen des Kopfabschnittes ist aus anatomischen Gründen sowohl schwer verständlich als auch nicht unbedingt nötig. Wie verhält sich die Ontogenie dazu? COHN hat auch versucht einige Erscheinungen der allerersten Entwicklung in seinem Sinn zu benützen, doch auch hier wird es mir leicht gelingen zu zeigen, daß nicht nur seine Gründe nicht stichhaltig sind, sondern daß sie auf unrichtigen Vorstellungen beruhen und daß die Entwicklungsgeschichte gerade gegen die neue Orientierung spricht.

Für die Beurteilung der allerersten Vorgänge im Ei der Cestoden fehlt uns zur Zeit noch sehr vieles. Wir können ja bei den Plathelminthen überhaupt kaum von solchen Untersuchungen sprechen, welche den Anforderungen der neuen Cell-lineage-Forschung entsprechen würden. Doch das ist für unsere Zwecke nicht nötig, da ja auch COHN von viel späteren Stadien, von der frei gewordenen Oncosphäre und ihren noch späteren Umgestaltungen, ausgeht. Viele Einzelheiten der COHN'schen Auffassung der Cestoden-Larven sind vollkommen falsch. Dies hat zwei Ursachen. Die eine davon ist, daß die früheren entwicklungsgeschichtlichen Daten, auf die sich COHN bei seinem Vergleich stützen konnte, so verschieden und scheinbar so wenig zusammenhängend sind, daß tatsächlich ein Vergleich der sich oft widersprechenden Angaben nur schwer ist. Die von mir gegebene Darstellung der Entwicklungsgeschichte der Cestoden-Larve hat, wie ich glaube, ein einheitliches befriedigendes Bild der Entwicklung gegeben, sie hat teilweise auch zur Richtigstellung einzelner Auffassungen COHN's beigetragen, aber andererseits könnte es wieder scheinen, als ob sie einige für COHN wichtige Punkte zutage gefördert habe. Sicherlich würde COHN aus meinen Angaben über das Verhältnis des Schwanzes der *Cysticercoide* zu der scheinbar schwanzlosen Finne solche Stützen herausfinden. Doch diese Stützen wären nur scheinbar.

Betrachtet man die Entwicklung der Cestoden-Larve, so findet man, daß in sehr vielen Fällen (aber nicht immer) der junge Larvalkörper in zwei Abschnitte sich teilt, in den eigentlichen Körper und den Schwanz. In einigen Fällen bleibt es auf dieser Stufe (*Caryophyllaeiden*-Larve), aber bei anderen Cestoden erleidet noch der Hinterteil des Körpers einige Modifikationen durch Cystenbildung. Es wurde oben auf die Wachstumserscheinungen hingewiesen, welche den Unterschied von Schwanz und Körper auch vollkommen ver-

wischen können, doch das ist hier zunächst nebensächlich. Wir können konstatieren, daß bei der weiteren Metamorphose der Schwanz oder der dem Schwanze entsprechende Teil der Larve abgeworfen wird. Und darin könnte man die Annahme von dem Verlorengehen des Vorderendes des Cestodenkörpers bestätigt sehen. So faßt auch COHN die Sachlage auf. Aus diesem Grunde legt er auch so viel Gewicht auf das Vorhandensein des Schwanzes bei den Cestoden-Larven.

Auch wenn wir die Verhältnisse in einem gewissen Sinn ähnlich wie COHN betrachten, und in dem Schwanzanhang mehr als ein bloßes Organ, welches z. B. dem larvalen Bewegungsorgan einer Cercarie gleicht, sehen würden, für einen bedeutenden Teil des Körpers hielten, so ist immerhin noch eine ganz andere Auffassung dieser Vorgänge möglich. Wir könnten zu dem Schluß gelangen, daß tatsächlich die Formen wie *Caryophyllaeus* und *Archigetes*, daß im allgemeinen überhaupt ein jeder Cestode in seiner Jugend zweigliedrig ist und daß der Schwanz einer primären Proglottis entspricht. Aber für die Annahme einer umgekehrten Orientierung des Cestodenkörpers ist dies lange noch nicht ein Beweis. Wir könnten z. B. mit Bezug auf unsere Figg. A und C annehmen, daß die junge Larve sich teilt, wir hätten hier eine ungeschlechtliche Fortpflanzung auf einem sehr frühen Larvalstadium vor uns, wie sich für ähnliche Vorgänge aus der gesamten Tierreihe zahlreiche Beispiele anführen ließen. Man könnte aber dabei den Scolex ganz gut als das wirkliche Vorderende betrachten. Das hintere Teilstück der Larve besitzt nicht mehr die Fähigkeit, das Vorderende, das Scolexende, zu reproduzieren, durch Regeneration sich zu einem wirklichen neuen Tochterindividuum zu vervollständigen. Ich behaupte nicht, daß dies wirklich bewiesen ist, sondern daß die Sache so aufgefaßt werden könnte und daß ein Vergleich mit einer sich teilenden Turbellarie auch bei der alten Orientierungsweise möglich wäre. COHN hat, wie gesagt, viel Nachdruck auf die allgemeinere Verbreitung des Schwanzanhanges gelegt, aber er hat leider den Beweis nicht geliefert, daß das Schwanzende dem morphologischen Vorderende des Körpers entspricht. Seine Äußerung: „Es ist mir nun kein Fall bekannt, daß ein Tier im Laufe seiner Ontogenese seine Enden vertauschte, d. h. sich aus einem Teil, der sich anfangs funktionell als Vorderende dokumentierte, späterhin ein Hinterende ausbildete“ (l. c., p. 57). Wir haben hier ein schönes Beispiel eines *Circulus vitiosus* vor uns! Ist es nicht, gerade der von COHN

berührten unwahrscheinlichen Konsequenz wegen, angebracht, die Funktion bei der Bewegung außer Acht lassen und das hakentragende Ende der Oncosphäre nicht für das morphologische Vorderende zu halten? COHN macht sich ganz unrichtige Vorstellungen von den Vorgängen der ersten Entwicklung der Cestoden-Larve. Er muß nach seiner These annehmen: „daß bei den Cestoden Vorder- und Hinterkörper gesondert aus einem differenten Mittelstück hervorsprossen (l. c., p. 59). Er spricht auch von einem hervorsprossenden Schwanzanhang, wodurch die ursprünglich am Hinterende (d. h. Vorderende nach COHN) beieinander liegenden Haken mit fortgerissen werden. Alle diese Erörterungen COHN's mit seinen Bemerkungen über die Lage der Haken der Oncosphäre am Schwanz, zusammen mit anderen Angaben und Ansichten von SCHMIDT u. A., sind nur Belege dazu, wie die sogenannte „Achsenzoologie“, d. h. allzu großes Betonen der allerersten Larvalvorgänge und ihrer topographischen Verhältnisse, gefährlich sein kann. Die Haken der Oncosphäre liegen bei *Archigetes* zeitlebens an der äußersten Spitze des Schwanzanhangs und bleiben in derselben Lage ebenfalls auch bei einigen geschwänzten Cysticercoiden. Bei anderen Formen werden sie aber ziemlich weit voneinander gerissen, zum Teil sogar auf die Cyste, und liegen nur hier bei dem Monocercus aus *Arion*. Wollte man konsequent vorgehen, so würde man dahin kommen, daß man sagen müßte, die Schwänze verschiedener Cestoden seien einander nicht vollkommen homolog, die Cyste einer Monocercus etwas ganz anderes als die Cyste einer echten Cercocystis usw. Betrachtet man die Entwicklung der Cestoden, wie dieselbe sowohl an einigen speziellen Beispielen als auch im allgemeinen in den ersten Kapiteln dieser Arbeit erläutert wurde, so würde man zu der Schlußfolgerung kommen, daß die Cestoden einen Körperteil verlieren, daß jedoch der Umfang dieses verloren gehenden Körperabschnitts ein ganz verschiedener ist. Eine Caryophyllaeide verliert nur den Schwanz, ein Cysticercoide aus *Gammarus* verliert den Schwanz und das hintere Drittel des Körpers eines *Archigetes*, d. h. die Cystenblase, welche dasselbe vor oder hinter dem Schwanz bildet, und bei einer Finne könnte man sagen, daß nur ein kleiner terminaler Teil in das fertige Tier hinübergeht. Wir haben aber gesehen, daß dies nur einfache Verschiedenheiten des Wachstums sind und daß der Schwanz sich ontogenetisch ganz gut mit dem Schwanz einer Cercarie vergleichen läßt. Es ist nur ein Teil des Körpers (welcher, d. h. welchem Körperende entsprechend

ist zunächst gleichgiltig), welcher zunächst fast die gleiche histologische Differenzierung zeigt, in dem sich auch noch, wie ich dies für *Archigetes brachyurus* feststellen konnte, ganz regelmäßig, und bei *Archigetes appendiculatus* in Einzelfällen, ein Teil des Geschlechtsapparats, nämlich die Dotterzellen bilden können und in welchen insbesondere ein beträchtlicher Teil des Excretionssystems und zwar auch die Endblase sich befindet. Gerade der Vergleich mit Trematoden resp. der Cercarie erscheint mir beachtenswert, und ich muß mich nur wundern, daß COHN auf diese Tatsachen nicht eingegangen ist. Auch hier sehen wir, daß ein Teil des Larvalkörpers verloren geht, und doch wird aus dieser Tatsache kein so weitgehender Schluß gezogen. Bei den Trematoden verursacht uns eben die Orientierung des Körpers keine Schwierigkeiten, und man könnte sich überdies noch im Sinne der COHN'schen Bewegungsrichtung auf die Bewegung einer *Miracidium*-Larve berufen. Doch der angezogene Vergleich mit Trematoden läßt sich nicht so einfach ablehnen. COHN hat zwar den Schwanzanhang als eine ursprüngliche Bildung angesehen, und, wie wir gesehen haben, betrachte auch ich denselben in einem gewissen Sinn als ursprünglich, glaube, daß er in einer nicht zu fernen Zeit wenigstens bei einigen Larvalformen wirklich noch ähnlich fungierte wie heutzutage bei einer Cercarie. Da bei einem Teil der Plerocercoiden, z. B. denjenigen der Caryophyllaeiden, ein Schwanz wirklich noch vorhanden ist, so könnte man die anderen schwanzlosen Plerocercoiden als Wachstumsmodifikationen von einer ursprünglich geschwänzten Urform ableiten, ebenso wie wir gesehen haben, daß sich von einer geschwänzten jungen Larve ein Blasenwurm ableiten läßt. Doch dies betrifft nur die Frage nach der mehr physiologischen Deutung des Schwanzanhangs, hier interessiert uns nur die Frage, ob wir behaupten können, das überall in der Cestodenentwicklung wirklich ein Teil des Körpers zugrunde geht. Tatsächlich haben wir nun Formen, wo etwas ähnliches gar nicht stattfindet! Dies ist der Fall bei der zuerst von GRUBER aus Cyclopiden entdeckten Larve. Ich habe diese Larve in letzter Zeit selbst untersuchen können und bereits in einem kleinen unlängst erschienenen Artikel auf die systematische Zugehörigkeit dieser Form sowohl als auch auf die biologische usw. Bedeutung dieses Fundes hingewiesen. Diese Form ist jedoch auch für die Betrachtung der morphologischen und ontogenetischen Fragen, die wir in dieser Arbeit erörtern, von einer großen Bedeutung.

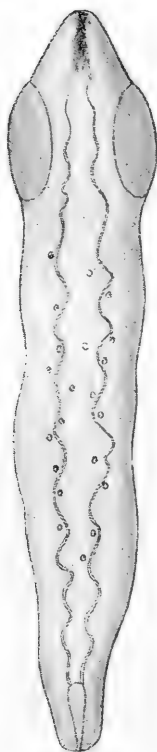


Fig. Pa.

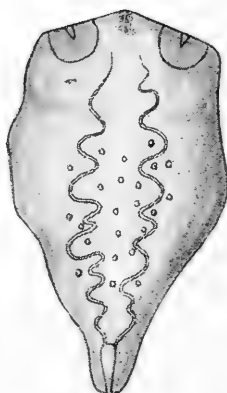


Fig. Pb.

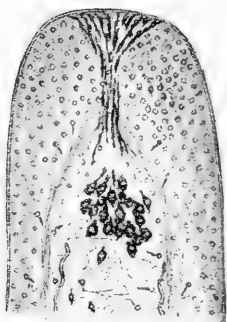


Fig. Qb.



Fig. Qa.

Fig. P. *Ichthyotaenia*-Larve aus Süßwassercopepoden (*Cyclops*, *Diaptomus*), in zwei Extremen ihrer Ausstreckung.

Fig. Q. Zwei Flächenschnitte durch die *Ichthyotaenia*-Larve, den Drüsenkomplex und dessen Ausführungsgänge zeigend.

Diese *Ichthyotaenia*-Larve geht, ohne überhaupt eine einzige Zelle verloren zu haben, vollkommen in das geschlechtsreife Tier über, wie das z. B. bereits auch KORSCHOLT u. HEIDER in ihrem Lehrbuch (Spez. Teil, p. 129) hervorgehoben haben. Eine solche Form unterscheidet sich von dem jungen Stadium der Cestoden-Larve, welches in unserer Fig. M abgebildet ist, nur durch die weitere Differenzierung des Körpers, dadurch, daß an dem einen Ende die Saugnäpfe ausgebildet wurden. Jedenfalls aber sieht man daraus, daß für die Auffassung, dem Cestoden fehle ein Kopfab-

schnitt im ausgebildeten Zustande, die ontogenetische Tatsache, daß während der Larvalentwicklung bei der Mehrzahl der Formen ein Teil des Körpers der Larve wirklich verloren geht, keineswegs für sich allein als ein Beweis dienen kann! Wir sind vielmehr gezwungen, zu der weiteren Annahme, daß dem Kopfabschnitt die Fähigkeit zu einer weiteren Ausbildung abgeht, so daß er sich auch da, wo er erhalten bleibt, nicht mehr zu einem wirklichen, demjenigen der Trematoden entsprechenden Vorderende zu entwickeln vermag. Daß aber dieser Ausweg nicht so leicht ist, das geht aus folgender Erwägung hervor. Schon der Vergleich der Fig. P mit den Organisationsverhältnissen eines jungen Trematoden, insbesondere die Verhältnisse des Excretionsapparats, lassen im Sinne der bisherigen Orientierung des Cestodenkörpers eine leichte Homologisierung beider Formen zu. Ich habe jedoch an unserer *Ichthyotaenia*-Larve noch eine Eigentümlichkeit entdeckt, welche auf der Fig. Q dargestellt ist und dieselbe ist, wie ich glaube, von allergrößter Bedeutung.

Hinter den Saugnäpfen, tief in die mittlere Parenchymzone versenkt, finden wir einen Komplex von Drüsenzellen, deren lange Ausführungsgänge vorne am Scheitelfeld ausmünden. Wir haben da das sogenannte „rätselhafte Scheitelorgan“ der *Ichthyotaenien* vor uns. Es sind dies offenbar dieselben Drüsen, die ich bei *Archigetes brachyurus* beschrieben habe, und offenbar auch dieselben Drüsen, denen wir bei *Amphilina* begegnen. Das wäre ja noch nichts befremdliches. Nach COHN entspricht ja das Scolexende dem Hinterende und das sogenannte „Saugnapfende“ der *Amphilina* ebenfalls dem Hinterende. Aber der Vergleich mit einem Trematoden in der bisher üblichen Weise erscheint mir sehr zwingend zu sein. Ist es nicht einfacher, alle diese Drüsen mit ihren langen Ausführungsgängen mit den bekannten für die Planarien so charakteristischen Pharyngealdrüsen zu vergleichen? Lügen irgendwelche Tatsachen vor, welche mit eiserner Notwendigkeit auf gerade entgegengesetzte Orientierung eines Cestoden hinwiesen, so könnten wir dieser Ähnlichkeit der Drüsenkomplexe bei den zwei Gruppen (Turbellarien und Cestoden) keine größere Bedeutung beimessen, wie die Sache sich aber wirklich verhält, können wir in dem Vorhandensein der Drüsen an dem einen bestimmten Ende des Cestodenkörpers einen Beweis für die Richtigkeit der bisherigen Orientierungsweise des Cestodenkörpers erblicken.

Ich kann jetzt meine kritische Erörterung folgendermaßen zu-

sammenfassen. Der neue Orientierungsversuch ist in seinen Konsequenzen derartig, daß er sicher einer wirklichen, über jeden Zweifel erhabenen Begründung bedarf, um angenommen werden zu können. Durch die Arbeiten der Verfechter der neuen Lehre ist dies leider nicht geschehen, und auch durch die Verfolgung der Entwicklungsgeschichte der Cestoden konnten wir zu keinen Stützen für eine solche Auffassung gelangen. Alle die Tatsachen der Ontogenie lassen sehr leicht die bisher übliche Orientierung des Cestoden zu. Die neue Auffassung trägt keineswegs zu einem besseren Verständnis der komplizierten Erscheinungen der Gestaltung des Cestoden bei, und würde sie auch einige Schwierigkeiten wegschaffen (was ich jedoch bestreite), so würden sich aus ihr auf der anderen Seite wieder nur andere Schwierigkeiten ergeben. Einzelne Erscheinungen des Entwicklungsganges der Cestoden-Larve, welche scheinbar für die neue Auffassung sprechen könnten, können auch ganz anders gedeutet werden, wie nachgewiesen wurde. Die Ontogenie liefert nicht nur keine Stütze für die neue Orientierung, sondern spricht im Gegenteil gerade gegen dieselbe.

8. Die Frage der Monozootie oder Polyzootie der Cestoden.

Zu dieser Frage habe ich kaum was Neues zu bringen und z. B. zu den Ausführungen SPENGEL's hinzuzufügen. Da ich jedoch diese Frage in den vorhergehenden Kapiteln teilweise schon berühren mußte und da ich in meiner Arbeit vom allgemeineren Standpunkte die Entwicklungsgeschichte der Cestoden behandle, so wird es mir doch erlaubt sein, meinen persönlichen Standpunkt zu dieser Sache zu präzisieren und einige Worte darüber zu verlieren, wie sich die Entwicklungsgeschichte zu diesem Problem stellen muß.

Schon einige meiner Vorgänger haben darauf hingewiesen, daß die Verwandlung der Cestodenlarve in das geschlechtsreife Tier als eine Metamorphose betrachtet werden kann.

Bei dem typischen Blasenwurm konnte man noch zu den Zeiten eines v. SIEBOLD's und LEUCKART's, wo man noch unter dem tiefen Eindruck der bedeutungsvollen STEENSTRUP'schen Entdeckung der Metagenesis stand, sich vorzustellen, daß die Schwanzblase eine Amme ist, welche ungeschlechtlich den Scolex als die Anlage des zukünftigen Bandwurmes erzeugt. Der Entwicklungsvorgang der Cestoden wäre dann eigentlich keine einfache Metagenesis, sondern eine komplizierte cyclische Fortpflanzung mit zwei

dimorphen ungeschlechtlichen Generationen, aus einer Uramme, Amme (Scolex) und Proglottis bestehend.

Es kann jetzt kein Zweifel darüber obwalten, daß die Bildung des Scolex nicht auf einer ungeschlechtlichen Zeugung beruht.

Die Entwicklung ist in ihrem ersten Teil nur eine manchmal ganz einfache Metamorphose, wobei die freigewordene Larve direkt in das geschlechtsreife Tier übergehen kann. In anderen Fällen kommt es zwar zu einem Verlust eines größeren oder kleineren Teiles des Larve, aber das sind sekundäre Modifikationen, die sich nicht nur auf ein gemeinsames Schema zurückführen lassen, sondern auch den ähnlichen Verhältnissen der normalen Metamorphose bei anderen Tiergruppen gleichsetzen lassen.

Diese Punkt wäre also erledigt. Man könnte nichtsdestoweniger noch annehmen, daß die Hervorbringung von Proglottiden auf einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung beruht. Aber auch in dieser Hinsicht kann nicht angenommen werden, daß die Proglottidenbildung ohne weiteres z. B. der Querteilung eines Turbellars gleicht. Die Proglottis ist keineswegs, auch wenn sich dieselbe ablösen und scheinbar als selbständiges Individuum leben und wachsen kann, ein vollwertiges Individuum, sondern nur ein unkompletes. Auch die Annahme, daß ein direkter Vergleich mit den Teilungserscheinungen der freilebenden Turbellarien möglich ist, kann nicht die Cestodenkette als einen primär einfachen Tierstock bezeichnen, sondern muß zugestehen, daß die Teilungsverhältnisse resp. das Regenerationsvermögen der einzelnen serial zur Ausbildung gelangenden Teilstücke modifiziert sind. Ein solcher Tierstock kommt dann auf das gleiche hinaus, wie wenn wir von einem Individuum sprechen, welches einen Teil seines Körpers mehrfach bildet und diese Abteilungen metamer abgliedert. Es würde dann, wie einige Autoren, so z. B. auch BRAUN, betonen, mehr die Sache eines persönlichen Geschmacks sein, welcher Seite man sich zu neigen will. Doch auch eine solche, die Gegensätze ausgleichende und vermittelnde Anschauung, möchte sie auch zunächst vorteilhaft für die Betrachtung des Problems erscheinen, ist nicht ohne eine Kritik hinzunehmen.

Für die Frage der Orientierung ist ein Vergleich mit Turbellarien zulässig und nützlich, aber dies beweist noch keineswegs, daß die Hervorbringung von Proglottiden einer Querteilung gleicht. Wir müssen annehmen, daß den Cestoden ein eigentliches Regenerationsvermögen abgeht, obgleich dies am Anfang etwas absonderlich klingen möchte. Wir sind ja allmählich auf dem Boden der Tier-

stock-Auffassung dazu gekommen, bei den Cestoden ein riesiges Regenerationsvermögen anzunehmen. Ein Taenien-Scolex kann die ganze verloren gegangene lange Proglottidenkette scheinbar wieder regenerieren. Er tut dies aber in Wirklichkeit nicht, sondern der Cestode fährt nur in seiner speziellen Art des Wachstums fort, in welcher er fortgefahren wäre auch ohne Verlust der Proglottidenstrobila. Ein Annulate, welcher nicht epimorph ist, sondern eine bestimmte Gliederzahl aufweist, wächst später nicht an seinem Hinterende durch Einschieben von weiteren Segmenten zwischen das zuletzt neugebildete Segment und das Endstück. Wird er aber in der Mitte durchgeschnitten, so produziert er ein neues Hinterende, wobei es zu den bekannten Wachstumserscheinungen kommt, ohne daß wir uns so dogmatisch die Sache vorstellen müßten, daß das Endstück die neuen Segmente hervorknospt. Ein Querstück eines solchen Annulaten kann jedoch sowohl das Hinterende als auch das Kopfende regenerieren. Wir hätten bei einem Cestoden von einer wirklichen Regeneration dann zu sprechen, wenn es nachgewiesen wäre, daß eine abgerissene (vielleicht noch junge) Kette den Scolex zu regenerieren vermöchte. Dies ist jedoch, soweit mir bekannt, nicht der Fall. Ähnlich wurde schon von einigen meiner Vorgänger die Sache aufgefaßt. Ich glaube, daß die Regenerationsfähigkeit der Cestoden fast gleich Null ist.

Und auch die Trematoden scheinen gegenüber ihren freilebenden Verwandten, den Turbellarien, eine verminderte Regenerationsfähigkeit besitzen. Warum vermehrt sich nicht ein *Distomum* durch Querteilung. Betrachtet man die Entwicklung dieser Formen von dem teleologischen Nützlichkeitsprinzip, wie dies ja oft geschieht, wenn man durch die auf ungeschlechtlichem oder modifiziert geschlechtlichem Wege stattfindende Vermehrung der Individuenzahl der Sporocysten, Redien usw., den Umstand, daß nur einige von den abgelegten Eiern zur weiteren Entwicklung gelangen, als aufgewogen und paralysiert erklärt, so wäre es sicherlich von großem Nutzen, wenn ein in das definitive Wirtstier gelangtes *Distomum* sich dort noch vermehren könnte. Warum vermehrt sich *Amphilina* oder *Gyrocotyle*, soweit wir bisher unterrichtet sind, nicht ebenfalls durch Querteilung? Warum nicht ein *Caryophyllaeus*? Besäßen die Cestoden ein wirkliches Regenerationsvermögen, so könnte man sich meiner Ansicht nach ganz gut vorstellen, daß eine junge Cestodenkette sich auch auf die Art vermehren könnte, daß inmitten der

Strobila neue Scoleces entstehen würden, so daß es zu ähnlichen Kettenformen wie bei *Autolytus* oder *Myrianida* käme.

Die Polyzootie der Cestoden ist auch in ihrer abgeänderten milderen Form keineswegs sicher. Betrachtet man die Kettenform mit Rückblick auf die Entwicklung, auf den Umstand, daß in einigen Fällen (*Ichthyotaenia*) die ganze Larve restlos in das geschlechtsreife Tier übergeht und deshalb die beiden Körperenden den Enden des Kettentieres entsprechen, die verschiedenartige Reihe der Proglottierung bei einzelnen Formen wie *Ligula*, *Triaenophorus* usw., auf das Verhalten der Endproglottis und vieles andere, so kommt man zum Schluß, daß man einen Cestoden nicht für einen Tierstock zu halten hat, ebensowenig wie einen Annulaten! Es wurde schon im Früheren hervorgehoben, daß es nicht gut geht, bei den Cestoden von einer besonderen Wachstumszone zu sprechen. Gerade die Wachstumsverhältnisse (auch in der Scolexgegend) der einfacheren, — ich sage nicht, daß dies vollkommen identisch wäre mit primitiveren — Formen wie Cestodarien, Caryophyllaeiden, *Triaenophorus*, *Ligula* usw., sind lehrreich in dieser Beziehung. Ich behaupte daher, daß die Proglottisation nicht als eine abgeänderte ungeschlechtliche Vermehrung gedeutet zu werden braucht.

Aber sicher kommt auch bei den Cestoden eine ungeschlechtliche Vermehrung vor. Es ist nun interessant zu konstatieren, daß eine solche Vermehrung, mag sie nun auf einer Proliferation durch Knospung oder zum Teil auch auf einer Teilung beruhen, ausschließlich an jungen Tieren, d. h. Larven, sich zeigt, was mit allen anderweitigen Erfahrungen über die Abnahme des Regenerationsvermögens während des Ablaufes der Individualentwicklung harmoniert. In solchen Fällen wie *Coenurus*, *Echinococcus* usw. können wir daher von einer Metagenesis reden.

Es wurde früher gesagt, daß wir, unbeschadet der Homologisierung des Cysticercoidschwanzes mit einem Cercarienschwanz, eine bei der Entwicklung der jungen Cestoden-Larve sehr allgemein zutage tretende Erscheinung, die Teilung in zwei Abschnitte, als wirkliche Querteilung eventuell deuten könnten. Es käme also wirklich allen Cestoden (oder fast allen) eine Metagenesis zu, nur wäre diese in einem etwas anderen Sinne als bei den älteren Autoren zu deuten. Wir könnten nicht von einer wirklichen Amme sprechen, sondern den Vorgang so auffassen, wie ich es im obigen getan habe. Wir müßten annehmen, daß das hintere der beiden Tochterindividuen, in welche sich die junge Larve teilt, meistens nicht mehr fähig ist,

sich weiter zu entwickeln, daß aber dies noch zuweilen möglich ist. Wir haben einen solchen Fall wahrscheinlich vor uns in den Polycercus-Formen aus den terricolen Oligochäten. Es wäre sehr wünschenswert, über die frühe Entwicklung dieser merkwürdigen Formen nähere Aufschlüsse zu erhalten. Jedenfalls stehen diese Formen in nächster Beziehung zu dem ebenfalls in Oligochäten (*Lumbriculus* und *Tubifex*) vorkommenden Typus, den ich in zwei meiner früheren Arbeiten behandelt habe. Das Schwanzende des Cysticercoids von *Anomotaenia pyriformis* vermag nicht ein wirkliches Tochterindividuum mehr zu bilden, und man findet in der Cyste später nur ein einziges schwanzloses Cysticercoide liegen. Aber der Schwanz resp. der Larvarkörper beharrt wenigstens auf der ihm früher innewohnenden Eigenschaft, sich noch weiter zu teilen, und man sieht daher neben dem eigentlichen Cysticercoide, d. h. dem kompletten Individuum, innerhalb der Cyste noch die zahlreichen (aus dem Schwanz?) hervorgegangenen Kugeln als rudimentär gebliebene Individuen. Wie man sieht, habe ich die Ableitung der Polycercus-Form usw. jetzt ganz anders aufgefaßt als in meiner Arbeit aus dem Jahre 1907. Sehr wichtig wäre es für die uns hier interessierenden Fragen, etwas näheres über die nach VILLOT proliferierende Jugendform *Staphylocystis* aus *Glomeris* zu erfahren. Ich kenne zwar nicht die von GRASSI u. ROVELLI beschriebenen Typen, aber über dieselben geben uns die sorgfältigen und detaillierten Abbildungen dieser Autoren genügende Auskunft, so daß ich sagen kann, daß *Staphylocystis* eigentlich die einzige Larvalform der Cestoden ist, die ich aus eigener Anschauung nicht kenne. Abgesehen von den allgemeinen Anschauungen VILLOT's über die Cestodenentwicklung erscheint eine Neubearbeitung der Form aus *Glomeris* schon in anatomisch-morphologischer Beziehung wünschenswert, eine genauere Verfolgung der Entwicklung dieser Form müßte jedoch, falls die Verhältnisse wirklich so sind, wie es VILLOT geschildert hat, zu sehr interessanten Resultaten führen.

Prag, den 8. März 1915.

Literaturverzeichnis.

- BARROIS, J. (1889), Une nouvelle conception de l'organisme Cestode, in: Rev. biol. Nord France, Vol. 2.
- BRAUN, M. (1894—1909), Cestoden, in: BRONN, Klass. Ordn. Thier-Reich, Vol. 4, 1. Abt. b.
- CLAUS, C. (1889), Zur morphologischen und phylogenetischen Beurteilung des Bandwurmkörpers, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 8.
- COHN, L. (1904), Zur Anatomie der Amphilina foliacea, in: Z. wiss. Zool., Vol. 76.
- (1907), Die Orientierung der Cestoden, in: Zool. Anz., Vol. 32.
- (1911), Zur Frage wie die Cestoden zu orientieren sind, in: Zool. Anz., Vol. 38.
- GRASSI, B. e G. ROVELLI (1892), Ricerche embriologiche sui Cestodi, in: Atti Accad. Sc. nat. Cattania (4). Vol. 4.
- GROBEN, C. (1882), Doliolum und sein Generationswechsel nebst Bemerkungen über den Generationswechsel der Acalephen, Cestoden und Trematoden, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 4.
- (1910), Lehrbuch der Zoologie, 2. Aufl.
- GRUBER, A. (1879), Ein neuer Cestodenwirth, in: Zool. Anz., Vol. 1.
- HAMANN, O. (1889), In Gammarus pulex lebende Cysticerkoiden mit Schwanzanhängen, in: Jena. Ztschr. Naturw. (N. F.), Vol. 17.
- (1891), Neue Cysticerkoiden mit Schwanzanhängen, *ibid.*, Vol. 19.
- HERTWIG, R. (1912), Lehrbuch der Zoologie, 10. Aufl., Jena.
- KOFOID, C. A. and E. E. WATSON (1910), On the orientation of Gyrocotyle and of the Cestode strobila, in: Proc. intern. zool. Congr. 1907 (Boston).
- KORSCHULT und HEIDER (1890—1910), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, 1 u. 2. Aufl., Jena.

- KOWALEWSKI, M. (1898), Sur la tête du „*Taenia malleus*“ GOEZE, in: Arch. Parasitol., Vol. 1.
- LEUCKART, R. (1878), Archigetes Sieboldi, eine geschlechtsreife Cestoden-
amme, in: Z. wiss. Zool., Vol. 30, Suppl.
- (1879—1886), Die Parasiten des Menschen, 2. Aufl.
- LÜHE, M. (1910), Cestodes, in: Süßwasserfauna, Heft 28.
- MONIEZ, R. (1880), Essai monographique sur les Cysticerques, in: Trav.
Inst. zool. Lille, Vol. 3.
- MRÁZEK, AL. (1897), Zur Entwicklungsgeschichte einiger Taenien, in:
SB. böhm. Ges. Wiss. Prag.
- (1901), Ueber die Larve von *Caryophyllaeus mutabilis* RUB., in: Ctrbl.
Bakteriol., Vol. 29, 1. Abt.
- (1907), Cestoden-Studien. I. Cysticercoiden aus *Lumbriculus variegatus*,
in: Zool. Jahrb., Vol. 24, Syst.
- (1908), Ueber eine neue Art der Gattung Archigetes, *ibid.*, Vol. 46,
1. Abt.
- (1915), O larvě tasemnice *Ichthyotaenia torulosa*, in: Sborník Zool.,
Vol. 1, Prag.
- SCHAAF, H. (1906), Zur Kenntnis der Kopfanlage der Cysticerken, ins-
besondere des *Cysticercus Taeniae solii*, in: Zool. Jahrb., Vol. 22,
Anat.
- SCHMIDT, J. E. (1894), Die Entwicklungsgeschichte und der anatomische
Bau der *Taenia anatina* (KRABBE), in: Arch. Naturg., Jg. 60.
- SIEBOLD, K. (1854). Ueber die Band- und Blasenwürmer.
- SPENGEL, J. W. (1905), Die Monozootie der Cestoden, in: Z. wiss.
Zool., Vol. 82.
- (1905), Betrachtungen über die Architektur der Tiere, in: Zool.
Jahrb., Suppl. 8.
- VILLOT, A. (1879), Migrations et métamorphoses des Ténias des Musaraignes,
in: Ann. Sc. nat. (6), Zool., Vol. 8.
- (1883), Mémoire sur les cystiques des Ténias, *ibid.*, Vol. 15.
- WARD, H. B. (1912), Some points on the general anatomy of *Gyrocotyle*,
in: Zool. Jahrb., Suppl. 15, Bd. 2.
- WATSON, E. E. (1911), The genus *Gyrocotyle*, and its significance for
problems of cestode structure and phylogeny, in: Public. Univ. Cali-
fornia, Zool., Vol. 6, No. 15.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Studien zur Naturgeschichte der Protozoen.

VIII. *Pyxidicula operculata* (AGARDH).

Von

Prof. Dr. **Franz Doflein.**

Mit Tafel 29—32 und 9 Abbildungen im Text.

Im Jahre 1907 veröffentlichte ich im Zusammenhang mit Beobachtungen an einigen anderen Süßwasserrhizopoden einige Tatsachen, die ich an *Pyxidicula operculata* (AGDH.) festgestellt hatte. Meine damaligen Mitteilungen betrafen hauptsächlich den Vorgang der Körperteilung, doch deutete ich an jener Stelle (1907) und in den seither erschienenen Auflagen meines Lehrbuchs der Protozoenkunde (1909, 1911) einige der übrigen am gleichen Tier gemachten neuen Beobachtungen an. Diese beziehen sich auf eine Züchtung des Tieres in einer Art von künstlicher Kultur, bei welcher gewisse Umwandlungen an den Individuen eintraten, die vor allem an der Schale sich zeigten. Weitere Befunde, welche für die Auffassung der schalentragenden Rhizopoden des Süßwassers von Bedeutung sind, betreffen das Fehlen eines Chromidiums, den Teilungsvorgang von Körper und Kern und dessen Beeinflussung durch die Kulturbedingungen.

Verschiedene Gründe veranlaßten mich, die endgültige Herausgabe meiner Ergebnisse hinauszuschieben; die Art ist nicht allzu häufig, und so wartete ich lange vergeblich auf einen neuen Fund, der es mir ermöglichte, meine Beobachtungen aus dem Jahre 1907

erneut zu prüfen und ihnen den Grad von Sicherheit zu geben, der mir für eine Veröffentlichung der, wie mir scheint, nicht unwichtigen Befunde notwendig erschien.

Endlich im Herbst 1914, zu einer Zeit, in welcher ich, von lange auf mir lastenden Arbeiten und Verpflichtungen erleichtert, meinen Beobachtungsgefäßen mehr Aufmerksamkeit schenken konnte, trat *Pyxidicula* in einem derselben in einiger Menge auf, wenn auch nicht so reichlich wie seinerzeit bei meinen Münchener Untersuchungen 7 Jahre vorher. Ich bedauere dies, da die seither verbesserte Technik mir wohl noch manche interessante Befunde erlaubt hätte, wenn das Material größer gewesen wäre. Immerhin genügte es, die wichtigsten meiner damaligen Entdeckungen zu bestätigen, zu ergänzen, zum Teil auch anders zu deuten, als ich es damals getan hatte; dazu ergab sich die Möglichkeit, den ganzen Vorgang der Kernteilung genau zu studieren, wobei sich einige Feststellungen von grundlegender Bedeutung für den Kernteilungsvorgang der Protozoen machen ließen.

1. Bau und Lebenserscheinungen von *Pyxidicula operculata* (AGARDH) unter natürlichen Bedingungen.

Sowohl bei München als auch bei Freiburg i. Br. fand ich *Pyxidicula* in Tümpelwasser, welches gleichzeitig *Amoeba proteus* PALL., *Arcella* und zahlreiche Flagellaten, besonders Choanoflagellaten und *Cyathomonas*, enthielt. Das Wasser war kalkarm, enthielt etwas organische Substanz in Lösung, doch nicht allzuviel, wie sich aus dem geringen Bakterienwachstum ergab. Reichlich waren jedoch Diatomeen, Desmidiaceen und Algen vorhanden.

Zwischen letzteren fand sich wenigstens in München *Pyxidicula* in großen Massen; die kleinen Tiere bildeten ganze Überzüge über Algen und Diatomeenrasen, ja sie saßen oft in großen Knäueln aufeinander. In diesem natürlichen Vorkommen entsprach *Pyxidicula* vollkommen den Beschreibungen, welche in der älteren Literatur vorliegen. In neuerer Zeit ist die Form sehr wenig beachtet, in der Literatur nicht erwähnt worden.

Im äußeren Aussehen erinnert *Pyxidicula operculata* sehr an *Arcella vulgaris*, mit welcher sie ja auch vielfach im gleichen Gewässer vorkommt. Wie diese besitzt sie eine flach gewölbte, hutförmige Schale, welche bei Exemplaren aus freier Natur, welche nicht frisch aus einer Teilung hervorgegangen sind, dunkelgelb bis

braun gefärbt ist. Die Schale ist nach unten von einem vollkommen kreisförmigen, glatten Rand begrenzt, in welchem die Schalensubstanz in einem rechten Winkel nach innen umbiegt, um in Form eines blendenähnlichen Ringes die Schalenöffnung zu umgrenzen.

In diesen Schaleneigentümlichkeiten wurde *Pyxidicula* schon von EHRENBURG richtig beschrieben, der ihr in seinem großen Werk (1838) den Namen gab, nachdem er schon vorher 1833 und 1835 in den Abhandlungen der Berliner Akademie der Wissenschaften kurze Notizen über sie veröffentlicht hatte. Doch hatte er offenbar immer zwei nach einer Teilung miteinander verbundene Individuen für einen einheitlichen Organismus gehalten und die Form daher zu den Diatomeen gerechnet. Er gibt an, daß die Art vor ihm schon von AGARDH und KÜTZING beobachtet wurde; von ersterem, der sie zur Gattung *Frustalia* rechnete, hat die Art den Namen *operculata*. Nach der kurzen Beschreibung AGARDH's ist die Art zur Not zu erkennen. Zweifelhafter ist dies schon bei KÜTZING's Schilderung und Abbildung. Auf die Irrtümer EHRENBURG's bei der Beschreibung der inneren Organisation brauche ich nicht näher einzugehen. Dagegen ist seine Feststellung bemerkenswert, daß die Schale gegläht ihre Form beibehält, und seine daraus folgende Annahme, daß sie ein Kieselpanzer sei. Die grünen inneren Organe, die er zu sehen glaubte, waren offenbar gefressene grüne Algen.

CLAPARÈDE u. LACHMANN (1858) beschrieben eine *Pyxidicula*-Art als Angehörige der Gattung *Arcella* unter dem Namen *A. patens*. Sie geben ganz richtig das Vorhandensein eines Kernes und einer kontraktilen Vacuole an. Sie haben den Durchmesser der Schale mit $50\ \mu$ gemessen und eine gut erkennbare Abbildung des lebenden Tieres mit seinen lappigen Pseudopodien geliefert. Ihre Angabe, daß die Schale farblos sei, weist darauf hin, daß sie nur junge Exemplare vor sich hatten oder solche, welche unten näher erörterten Bedingungen die glashelle Durchsichtigkeit der Schale verdankten. Das erklärt auch, daß sie den basalen Ring der Schale nicht sahen. Übrigens hatten sie eine besondere Art der Gattung vor sich, welche durch die doppelte Größe und einige Schalenmerkmale von *P. operculata* abweicht.

Sowohl CARTER als auch R. HERTWIG u. LESSER (1874) hatten wieder bräunlich gefärbte Exemplare vor sich, und letztere, welche auch den blendenförmigen Rand um die Schalenöffnung wieder beobachteten, fragten sich, ob wohl CLAPARÈDE u. LACHMANN und ihnen

zwei verschiedene Arten einer Gattung vorgelegen hätten. Sie sahen auch die Höcker auf der Schale. Wir werden später in der Lage sein, alle diese Unterschiede in der Schalenbeschreibung der verschiedenen Autoren zu erklären. Sie bemerkten auch, daß aus der Schale hervorragende Pseudopodien selten zu beobachten seien. Ihre Angabe, daß zahlreiche kontraktile Vacuolen vorhanden seien, gilt nicht für den Druckschnitt der Exemplare in größeren Kulturen. Als Maße fanden sie bei ihrem Material:

größter Schalendurchmesser	20 μ
Schalenhöhe (Hauptachse)	7
Durchmesser der Schalenmündung	15
„ des Kernes	3
„ „ Caryosoms	2

Auch für die Verschiedenheiten der Maße werden wir später die Erklärung zu geben haben.

Ob CLAPARÈDE u. LACHMANN (1858) und F. E. SCHULZE (1875 IV) in dem Organismus, den sie als *Pseudochlamys patella* beschrieben, Formen von *Pyxidicula operculata* vorgelegen haben, wie wir sie später zu beschreiben haben werden, scheint mir nicht sicher zu sein; doch werden wir sehen, daß es nicht ganz ausgeschlossen ist.

BÜTSCHLI hat in seinem großen Protozoenwerk eine solche Möglichkeit angedeutet, indem er *Pseudochlamys* unter den Synonymen von *Pyxidicula* anführt. Dort hat er auch die Vermutung ausgesprochen, daß *Pyxidicula* ein einkerniges Stadium, vielleicht Jugendstadium, von *Arcella* sei. Meine lange Zeit durchgeführten Züchtungen, welche selbständige Vermehrung von *Pyxidicula* zeigen, machen eine solche Annahme durchaus unwahrscheinlich. Sie ist auch nach einem genaueren Studium des Baues beider Gattungen nicht mehr aufrecht zu erhalten.

Auch PENARD (1902) hat die Art beobachtet und macht einige Angaben speziell über ihre Schale. Er nimmt an, daß sie eine ähnliche Struktur wie die Schale von *Arcella* haben muß, obwohl er auch nur eine feine Punktierung der Oberfläche sah. Auch er beobachtete bei „alten Individuen“ jene Höcker auf der Schalenoberfläche und hält sie für „Chitin“-Auflagerungen. Auch PENARD sah schon, daß *Pyxidicula* sich ohne Pseudopodienbildung über die Unterlage zu bewegen vermag, und beschreibt ihre eigenartigen Umdrehreaktionen. Er bezeichnet die Art als selten. Er macht schließlich darauf aufmerksam, daß HERTWIG u. LESSER wohl sicher unsere Art vor sich hatten, ebenso CARTER, während CLAPARÈDE u. LACHMANN

die doppelt so große *Pyxidicula patens* beobachteten. Die erstgenannten Autoren haben also ihr Objekt (*P. operculata*) irrtümlicherweise als *P. patens* CLAP. et LACHM. bezeichnet.

Meine eigenen Beobachtungen zeigten mir *Pyxidicula* gleich von vornherein unter verschiedenen Erscheinungsformen. In einzelnen der Kulturen, welche ich anfangs in dem gleichen Sumpfwasser, in dem ich die Tiere entdeckt hatte, in Uhrgläsern hielt, traten sie in dichten Massen auf, welche oft in großen Klumpen aufeinander saßen. So entstanden Bilder, welche sehr an die von HERTWIG u. LESSER beschriebenen Vereinigungen von *Microgromia socialis* erinnerten. Die Tiere hielten sich meist am Grund der Uhrgläser zwischen kleinen Grünalgen und Diatomeen auf, von denen sie sich ernährten. Sie krochen zum größten Teil mit der Unterfläche auf dem Boden der Uhrgläser, so daß man von oben auf ihren kreisrunden Hauptflächenschnitt sah. Doch konnte man sie auch im seitlichen Querschnitt beobachten, wenn sie an Algen oder anderen Bestandteilen des Kulturwassers festsäßen, aufeinander herumkletterten oder jene erwähnten großen Anhäufungen bildeten. Pseudopodien, welche aus der Schalenöffnung vorragten, waren relativ selten zu sehen; die Tiere sind überhaupt sehr träg beweglich.

Wurden aber Pseudopodien gebildet, so waren es ihrer wenige; sie waren ziemlich breit, stumpf, lappenförmig: typische Lobopodien. Ein zartes Ectoplasma überzog das leichtflüssige Entoplasma ihres Innern (vgl. Taf. 29 Fig. 1 und Textfig. Aa u. b).

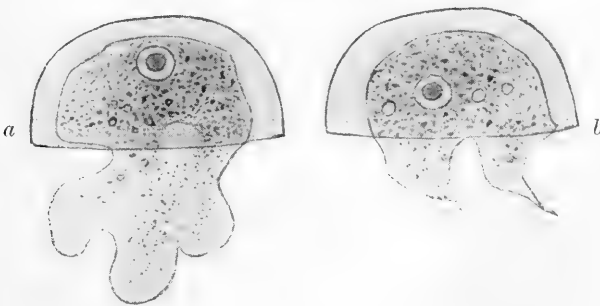


Fig. A.

Wie schon PENARD hervorhebt, können die Tiere, auch ohne Pseudopodien zu bilden, über die Unterlage hingleiten; dies beruht wohl auf einer Rotation des Plasmas innerhalb der Schale, wodurch eine Reibungswirkung an der Schalenmündung erzeugt wird. Ich

habe in mehreren Fällen den ganzen Schaleninhalt von Pyxidiculen rotieren sehen, meist allerdings merkwürdigerweise in einer der Unterlage parallelen Ebene.

Bei nicht ganz jungen Individuen füllte das Protoplasma den Schalenraum annähernd vollständig aus. Es war ziemlich klar und durchsichtig, konnte aber unter Umständen besonders in der Zone, welche von oben gesehen am kreisförmigen Außenrand der Schale entlang verlief, reichlich gekörnelt sein (Fig. 1, 3, 5, Textfig. Bb).

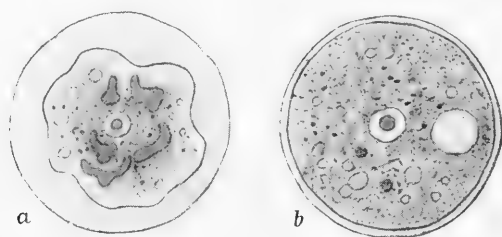


Fig. B.

Der Kern, ein kugliges Bläschen, liegt meist beim Anblick von oben ziemlich genau im Mittelpunkt des Kreises; doch kommen häufig exzentrische Lagen vor. Beim Anblick von der Seite sieht man ihn, wie in der Regel bei den Thecamöbinen, der Kuppe des Schalengewölbes genähert. Schon im Leben erkennt man in der Mitte des Kernes einen stark lichtbrechenden, ebenfalls kugligen Körper, das Caryosom (Fig. 1—4, 8—10); der Außenkern umgibt es als klarer Hof. Es handelt sich also um einen Caryosomkern, dessen feinerer Bau, mit den Hilfsmitteln mikroskopischer Technik untersucht, weiter unten im Zusammenhang mit den Teilungserscheinungen geschildert werden soll.

Fast stets fand ich nur eine kontraktile Vacuole im Plasma von *Pyxidicula*; sie lag meist peripher, nahe dem Schalenrand, und entleerte ihren Inhalt oft zwischen Schale und Plasmakörper. Ich beobachtete in München bei einer Temperatur von 15° C ihre Kontraktion alle 100 Sekunden, während sie in Freiburg bei etwas höherer Temperatur (20—25° C) alle 62—80 Sekunden erfolgte.

Im Plasma fanden sich bei den Exemplaren aus freier Natur ferner viele Nahrungsvacuolen, welche Diatomeen und verschiedene Algenformen umschlossen.

Die von mir beobachteten Pyxidiculen zeigten folgende Maßverhältnisse:

Querdurchmesser der Schale ca. $20\ \mu$ $\left\{ \begin{array}{l} \text{Freiburg } 18\text{--}21\ \mu \\ \text{München } 18\text{--}24\ \mu \end{array} \right.$

Kerndurchmesser $4,2\text{--}4,5\ \mu$

Caryosomdurchmesser $2\text{--}3\ \mu$ (je nach Fixierung und Färbung)

Höhe der Schale $5\text{--}9\ \mu$

Kleine Individuen der Münchener Kulturen: Schalendurchmesser
 $4,5\text{--}9\ \mu$

Kleine Individuen der Freiburger Kulturen: Schalendurchmesser
 $10\text{--}15\ \mu$.

Damit sind die wesentlichen Merkmale, welche man an dem klaren durchsichtigen Tier im Leben beobachten kann, erschöpft. Aber einige Eigentümlichkeiten bedürfen einer etwas eingehenderen Darstellung. Es sind das 1. der Mangel eines Chromidiums und 2. die wechselnde Beschaffenheit der Schale (s. S. 595 u. S. 598).

2. Die Teilung der normalen *Pyxidicula*.

In einer vorläufigen Mitteilung habe ich schon im Jahre 1907 eine Schilderung des Teilungsvorganges von *Pyxidicula operculata* gegeben (DOPLEIN, 1907). Seitdem habe ich nicht viel neue Beobachtungen über die normale Teilung gemacht; ich will an dieser Stelle meine damaligen Beobachtungen noch einmal zusammenfassen, indem ich weitere Tatsachen nach meinen früheren Notizen, Skizzen und Präparaten hinzufüge, deren Bedeutung mir erst seither klar geworden ist.

Wir gehen bei unserer Betrachtung des Teilungsvorganges von einem normalen Individuum aus, dessen Schale hell- oder dunkelbraun, mehr oder weniger durchsichtig ist. In letzterem Fall können wir erkennen, daß vor der Teilung das ziemlich dichte Protoplasma den Schalenraum zum größten Teil einnimmt. Die erste Andeutung der bevorstehenden Teilung besteht in einem Hervortreten eines Teiles des Plasmakörpers aus der Mündung der Schale. Er wölbt sich halbkuglig aus der Schale hervor und macht zunächst den Eindruck eines großen, lappigen Pseudopodiums (Textfig. Ca). Aber von einem solchen unterscheidet ihn die gleichmäßige Verteilung von Ento- und Ectoplasma. Pseudopodien pflegen ja fast ausschließlich aus letzterem zu bestehen, während er hier als dünner gleichmäßiger Überzug den ganzen Körper — sowohl den Teil innerhalb als auch außerhalb der Schale — überzieht. Innerhalb der Schale hat sich der Körper stark von der Wandung zurückgezogen. Als Ganzes

hat der Plasmakörper eine kuglige Form angenommen (Textfig. Cb—d).

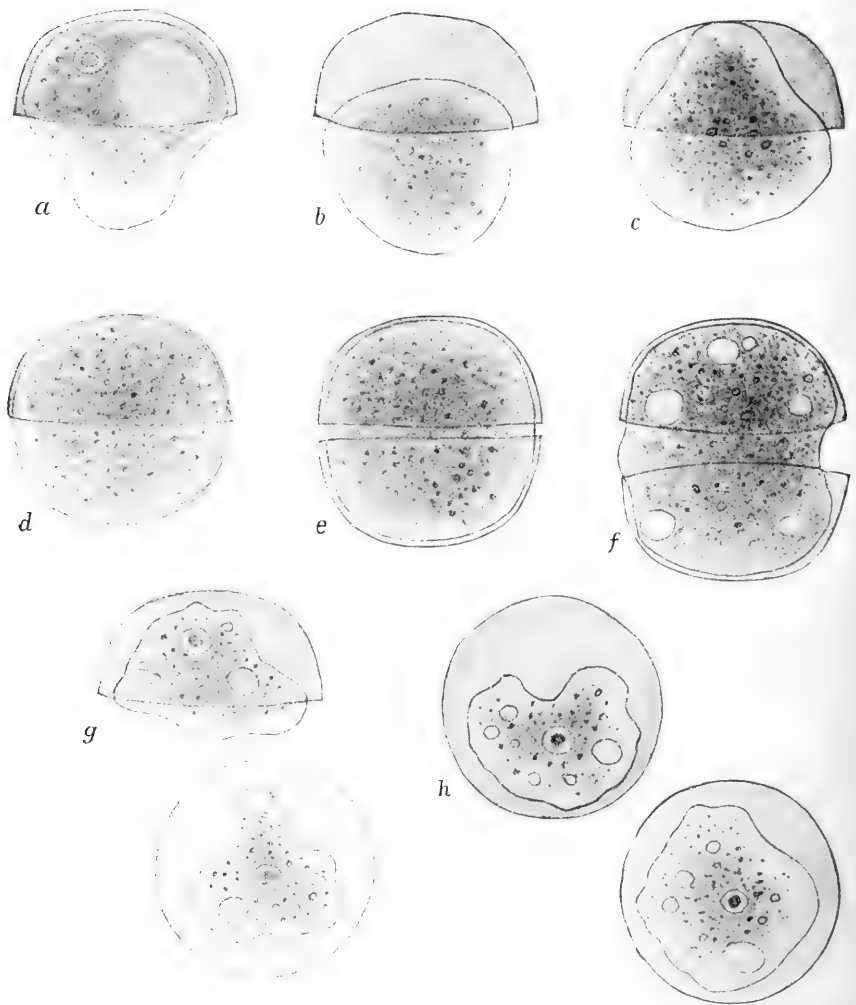


Fig. C.

Ich habe schon 1910 (DOFLEIN, 1910) bei der Schilderung des Teilungsvorgangs von *Amoeba vespertilio* darauf aufmerksam gemacht, daß Amöben vor der Teilung eine bestimmte Teilungsform ein-

nehmen, bei der sie sich abkugeln und keine Bewegungspseudopodien mehr bilden. Ich habe dies seither bei allen Amöbenarten, welche ich genauer untersuchte, bestätigt gefunden. Gerade diese Beobachtung hat mir ermöglicht, bei Amöben die frühen Teilungsstadien aufzufinden und manche interessante Beobachtung zu machen, über welche ich an anderer Stelle zu berichten gedenke.

Die Teilungsvorgänge beherrschende allgemeine Gesetzmäßigkeiten physikalischer Art sind es offenbar, welche diese Abkugelung bedingen. Wir dürfen sie daher auch bei anderen nackten Protoplasten erwarten. Tatsächlich sehen wir bei den Thecamöben vor der Teilung das Protoplasma stets der Tendenz, sich abzukugeln, unterworfen. Meist ist die Schalenform ein Hindernis, welches die Annahme einer vollständigen Kugelform verbietet. Hier bei *Pixidicula* dagegen kann sie annähernd erreicht werden (Textfig. Cd).

Im weiteren Verlauf der Teilungsvorbereitung hat sich der Plasmakörper zu einer fast vollkommenen Kugel gestaltet (Textfig. Cd u. e). Die eine Halbkugel ist von der alten Schale überzogen, während die andere frei, mit nacktem Ectoplasma, aus dieser hervorragt. Wenn die Kernteilung vor sich geht, ist meist die Abkugelung ziemlich vollkommen.

In diesem Stadium erfolgt die Bildung der neuen Schale für das Tochtertier. Es ist dies bei *Pyxidicula* ein sehr eigenartiger Vorgang. Man sieht plötzlich an der ganzen freien Peripherie der aus der Mutterschale hervorgetretenen Halbkugel, also an der freien Kugelhaube des Plasmaleibes des Tochtertieres, feine Tröpfchen hervortreten, welche sich zu einer einheitlichen Schicht vereinigen und so eine dünne Lamelle bilden, welche von vornherein dem Plasma nicht ganz dicht anliegt (Textfig. Ce). Diese Lamelle bildet sich so plötzlich und hebt sich so energisch von der Plasmaoberfläche ab, daß man — wie ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung (DOFLEIN, 1907) hervorhob — unwillkürlich an den Vorgang der Abhebung der Dottermembran bei der Befruchtung der Seeigeleier erinnert wird. Die neue Schale ist sehr zart und empfindlich, vollkommen farblos und durchsichtig. Auch auf gefärbten Präparaten sieht man, daß sie viel zarter und dünner ist als die alte Schale. Besonders bei der Teilung älterer braunschaliger Individuen ist der Gegensatz in der Färbung beider Schalen sehr stark und erinnert sehr an das Teilungsbild bei *Arcella*. Die junge Schale wird sehr leicht durch mechanische oder osmotische Einflüsse deformiert und gefaltet (vgl. Fig. 7, 11, 13).

Anfangs besteht sie offenbar nur aus der organischen Substanz, welche die Grundlage aller Thecamöbenschalen bildet und welche man wohl meist als organische Kittsubstanz bezeichnet. Allmählich wird die Schale dicker und fester; es lagern sich wohl mineralische Substanzen in ihr ab, unter denen Kieselsäure für die Festigung und Eisensalze für die Braunfärbung in Betracht kommen. Es ist also eine Vorbedingung für die normale Bildung der Schale, daß solche Substanzen vorhanden sind.

Erst eine Zeitlang, nachdem die Schale des Tochtertieres sich gebildet hat, wird die Kante sichtbar, welche die Halbkugel der Tochterschale von der Mutterschale trennt (Textfig. Cd u. e). Allmählich weichen beide Schalen auseinander (Textfig. Cf). In diesen Stadien kann ich den nach innen vorspringenden Blendenring der Tochterschale noch nicht deutlich erkennen. Er scheint sich auch erst allmählich zu bilden.

Bei der Teilung legt sich *Pyxidicula*, wie die meisten anderen Thecamöben, in der Regel auf die Seite. Man kann dann die einzelnen Phasen des Teilungsvorganges sehr gut verfolgen. Die Durchtrennung der beiden Körperhälften durch eine zwischen den beiden Schalenhalbkugeln einschnürende Ringfurche geht sehr rasch vor sich. Nach vollendeter Durchschnürung ziehen sich die zugespitzten Plasmakörper in die Schalen zurück, welche beide Sprößlinge nicht vollkommen ausfüllen. Das Tochtertier richtet sich meist zuerst auf, bewegt sich aber nicht weit fort; man kann in einer Kultur fast stets zusammengehörige Paarlinge schnell auffinden. Das Muttertier folgt in der Aufrichtung bald nach (Textfig. Cg).

Ist die Teilung an der Wasseroberfläche erfolgt, so gleitet das Tochtertier am Muttertier entlang an dessen Seite und dreht sich dann um (Textfig. Ch).

Sehr häufig, fast regelmäßig, ist wie bei anderen Thecamöben das Muttertier nach der Teilung etwas kleiner als das Tochtertier und füllt die Schale noch weniger aus als dieses (Fig. 4, 6, 7).

Im großen und ganzen vollzieht sich also der Teilungsvorgang bei *Pyxidicula* ganz ähnlich, wie er schon bei verschiedenen Arten von Thecamöben beobachtet und genau beschrieben wurde, so bei *Diffugia*, *Euglypha*, *Arcella* u. a. Doch ist auch bei all diesen Formen auf gewisse wichtige Einzelheiten nicht genügend geachtet worden, wie ich später einmal genauer darlegen will.

SCHAUDINN hat seinerzeit diesen Vermehrungsvorgang als

„Teilungsknospong“ bezeichnet; es war dies eine provisorische Benennung, und er war sich selbst dessen bewußt, daß mit ihr nur das Äußerliche des Vorgangs angedeutet, sein eigentliches Wesen nicht berührt war. Ich habe schon in meiner vorläufigen Mitteilung betont, daß das Besondere des Vorgangs in dem explosiven Wachstum vor der Teilung liegt. Fast bei allen Teilungsvorgängen von Zellen kommt etwas entsprechendes vor. Nur ist das „Teilungswachstum“ (R. HERTWIG) nicht immer so auffällig. Bei den Thecamöben hindert die starre Schale die Ausdehnung des Körpers nach allen Seiten. Formen mit weichen Schalen zeigen in dieser Beziehung manchmal sehr bemerkenswerte Abweichungen. Ein Wachstum aus der Schalenmündung heraus, welches das Tier bei länger dauerndem Bestehen der Zustände schädigen würde, ist durch besondere Zusammenhänge verhindert. Wie bei vielen Tieren, z. B. den sich häutenden Nematoden und Insecten, wohl auch Dinoflagellaten und anderen Protozoen, findet statt kontinuierlichen Wachstums eine Anhäufung von Material, das sonst zum Wachstum verbraucht werden könnte, in Form von Reservesubstanzen statt.

Bei der Teilung werden diese Reservesubstanzen plötzlich verbraucht; auch scheint eine starke Wasseraufnahme zu erfolgen, um diese Stoffwechselvorgänge durchzuführen. Das hierdurch bewirkte plötzliche Wachstum führt zu einem Hervordringen des Protoplasmakörpers aus der Schalenmündung, an der Stelle des geringsten Widerstandes. Das so auf etwa das Doppelte des ursprünglichen Volumens vermehrte Protoplasma wird erst nach Vollendung des Wachstums geteilt, nachdem auch der Kern sich erst kurz vorher geteilt hat.

Andere Formen von Thecamöben sind für die genaue Analyse dieser Vorgänge geeigneter als *Pyxidicula*. Ich werde an anderer Stelle auf sie zurückkommen. In dieser Arbeit soll jedoch in einem späteren Abschnitt (S. 630) der Einfluß der starren Schale auf die Teilungsrichtung an der Hand von Versuchen erörtert werden.

3. Die Chromidienlosigkeit von *Pyxidicula*.

Nach der Entdeckung der „Chromidien“ der Süßwasser-Thecamöben durch R. HERTWIG war man zunächst geneigt, ihr Vorhandensein bei allen beschalteten Süßwasserrhizopoden anzunehmen. Zu dieser Annahme mußten vor allem die Vorstellungen führen, welche durch HERTWIG's Angaben über Bildung von Sekundärkernen in der

Chromidiensubstanz und durch SCHAUDINN'S Behauptung, daß diese Sekundärkerne die Gametenkerne seien, erzeugt worden waren. Die Bedeutung, welche auf Grund dieser Annahmen die Chromidien besitzen mußten, ließen es sehr auffallend erscheinen, wenn bei einer Form, welche bisher ohne Bedenken in die Verwandtschaft von *Arcella* und *Diffugia* gerechnet wurde, das für diese Gattungen so charakteristische und angeblich für die ganze Gruppe so wichtige Chromidium fehlte.

Es war daher sehr verständlich, wenn ich im Anfang meiner Untersuchungen sehr eifrig nach einem Chromidium oder dessen Spuren suchte. Ich war zunächst geneigt, seinen Vertreter in dunklen Granulationen zu erblicken, welche in weiterem Umkreis den Kern umgaben, im Leben sichtbar waren und sich bei verschiedenen Färbungen deutlich erkennen ließen. Sie waren teils kleine Kügelchen, teils Klümpchen von verschiedener Form, Stäbchen usw. Färbung erfolgte mit Hämatoxylin, wobei manche der Körner einen rötlichen Ton annahmen, mit Eisenhämatoxylin, bei GIEMSA-Färbung mit dem Methylenblau. Mit Borax-Carmin färbten sie sich sehr blaß oder gar nicht.

In den Kulturen ergab sich eine allmähliche Abnahme dieser färbbaren Granula. Da, wie ich geschildert habe, die Kulturbedingungen zu einer Veränderung und schließlich zu einem Verschwinden der Schale führten, so war ich anfangs geneigt, auch an eine Wegzuchtung des Chromidiums zu denken. Doch ergab eine genauere Prüfung, daß jene färbbaren Granula selten vollkommen verschwanden, und selbst in extremen Stadien der Kultur ließen sie sich noch nachweisen.

Als in meinen Kulturen die kleinen schalenlosen Formen auftraten, lag es natürlich nahe, an die Bildung von Gameten zu denken, und ich achtete sorgfältig darauf, ob bei ihrer Entstehung jene Granulationen nicht etwa eine Rolle spielten, wie das Chromidium sie bei *Arcella*, *Centropyxis*, *Diffugia* haben soll, indem es die Gametenkerne aus sich hervorgehen ließ. Nun habe ich nicht nur keinerlei Andeutung eines geschlechtlichen Vorganges gefunden, sondern konnte auch in vielen Fällen die Entstehung und vielfache Fortpflanzung jener schalenlosen Formen durch gewöhnliche Zweiteilung feststellen. Die genaue Beschreibung des Teilungsvorganges von Plasma und Kern ist S. 610 u. 618 gegeben.

Jene Granulationen spielten bei allen diesen Vorgängen eine vollkommen passive Rolle. Alle die Bilder der Taf. 29—31 zeigen,

daß sie stets vorhanden sind und in einem bestimmten Abstand vom Kern oder dessen Spindel an der Peripherie des Plasmakörpers liegen.

All dies sprach jedenfalls gegen die Annahme, in jenen Granulationen etwa ein „diffuses Chromidium“ zu erblicken. Eine genauere Untersuchung der Körnchen klärte über ihre wahre Natur auf. Ein kleiner Teil von ihnen waren Bakterien und deren Reste auf verschiedenen Stadien der Verdauung, auch Reste von anderen gefressenen Organismen. Die Hauptmasse aber war ein Inhaltskörper des Protoplasmas, dessen Menge vor der Teilung am größten war, nach der Teilung aber deutlich abnahm.

Es lag daher am nächsten, an eine Reservesubstanz zu denken, und zwar war ich von vornherein geneigt, an Volutin zu denken. Untersuchung mit der von A. MAYER angegebenen Reaktion: Färbung mit einer konzentrierten, wässrigen Lösung von Methylenblau und nachfolgende Differenzierung mit einer Lösung von $\frac{1}{10}$ konzentrierter Schwefelsäure, ergab eine sehr deutliche, klare Färbung der Körnchen, während alle anderen Bestandteile des Plasmas unter dem Einfluß der Schwefelsäure sich entfärbten. Die Figg. 32 u. 33 zeigen das Bild, welches *Pyxidicula* nach dieser Behandlung darbot, wobei Fig. 32, mit Safranin nachgefärbt, die übrigen Zellbestandteile neben dem Volutin zeigt.

Es ist also bei *Pyxidicula opercularis* im Protoplasma ein bei niederen Organismen weit verbreiteter Reservestoff, Volutin, vorhanden und oft in reichlichem Maße im Körper angehäuft. Er kann durch seine Verteilung, sein Aussehen und seine Färbbarkeit das Vorhandensein eines Chromidiums vortäuschen. Ein solches ist aber bei *Pyxidicula operculata* sicher nicht vorhanden.

Im Verlauf meiner Studien über Thecamöben habe ich eine ganze Anzahl Arten dieser Protozoen kennen gelernt, welche kein Chromidium besitzen. In einer späteren Arbeit werde ich auf diese und die chromidienbesitzenden Thecamöbinen zurückkommen. Dann wird auch der Moment gekommen sein, die wahre Bedeutung und Natur der Chromidien bei jenen Formen, die wirklich ein solches haben, zu erörtern.

4. Die Züchtung von Kulturformen der *Pyxidicula operculata* (AGDH.).

Ich habe früher beschrieben, wie bei der Teilung das Tochtertier stets eine zartere Schale erhält, als sie das Muttertier besaß. Erst mit dem zunehmenden Alter bekommt die Schale des Tochtertieres die gelbliche Farbe, die immer dunkler, schließlich braun werden kann. Nur relativ alte Schalen zeigen die eigenartige Körnerstruktur, welche ich oben beschrieben und auf Taf. 29 Fig. 1a abgebildet habe. Erst solche ältere Schalen werden steif und hart; junge Schalen sind zart und weich, und bei der Präparation können sie gelegentlich zerdrückt, zerknittert oder gefaltet werden.

Man hat durchaus den Eindruck, daß bei jungen Schalen die organische Grundlage, deren Vorhandensein bei allen Thecamöbenschalen wir annehmen und die ja auch bei einer Reihe von Arten nachgewiesen ist, überwiegt und daß erst nachträglich anorganische, härtevermehrnde Substanz eingelagert wird.

Tritt die neue Teilung ein, ehe eine solche Einlagerung ihren Abschluß gefunden hat, so können beide Individuen eines Teilungspaares Schalen von glasheller Durchsichtigkeit ohne Spur von gelber oder brauner Farbe besitzen. Man erkennt den Unterschied zwischen Mutter- und Tochtertier dann nur an dem verschiedenen Plasma-reichtum, da das Muttertier, wie wir oben erfuhren, mehr Protroplasma abgibt, als es für sich zurückbehält. Färbt man Teilungsstadien dieser Art, so nimmt die Substanz der Schale reichlich Farbe, besonders Anilinfarben, auf, wie z. B. das frisch geteilte Paar der Fig. 11, Taf. 29 zeigt.

Wir können also innerhalb ganz kurzer Zeit alle die Schalentypen züchten, welche, wie oben erwähnt (S. 587), früheren Untersuchern die Idee nahelegten, es seien bei der Gattung *Pyxidicula* verschiedene Arten zu unterscheiden.

Es gelingt nämlich ziemlich leicht, die Teilungsrate von *Pyxidicula* erheblich zu steigern, und zwar kann man dies durch einen Wechsel der Nahrung erzielen. Wir haben gesehen, daß sich *Pyxidicula* unter natürlichen Verhältnissen hauptsächlich von Diatomeen, einzelligen Algen u. dgl. ernährt. Daneben spielen Bakterien eine geringere Rolle.

Man kann aber *Pyxidicula* auf eine fast reine Bakterienkost setzen. Meine späteren Versuche, dies durch Züchtung auf Nährböden nach Art der Amöbenkulturen zu erzielen, waren nicht erfolg-

reich, da *Pyxidicula* offenbar sehr sauerstoffbedürftig ist. Ich hatte diese Methode aber zu meinen Untersuchungen nicht nötig, da der Zufall mir eine eigenartige, befriedigende Züchtungsmethode gezeigt hatte.

Pyxidicula steigt nämlich sehr leicht, ähnlich wie *Arcella*, an die Wasseroberfläche auf und bleibt an derselben haften; die Individuen leben da längere Zeit, und wenn sie Nahrung genug finden, so vermehren sie sich sehr gut, und man erhält oft ganze Decken, die aus Hunderten oder gar Tausenden von Individuen gebildet sind, an der Oberfläche der Kulturgefäße. Diese Individuen können vollkommen normal aussehen und vollkommen normale Schalen von gelber oder brauner Farbe bilden. Das ist aber nur dann der Fall, wenn an der Oberfläche des Wassers viele Diatomeen und kleine Algen haften, welche die Pyxidiculen fressen können.

Häufig treten aber in den Kulturgefäßen Algen und Diatomeen an der Oberfläche stark zurück, und an ihrer Stelle entwickelt sich eine feine Kahlhaut von Bakterien. Das ist vor allem dann der Fall, wenn fäulniserregende organische Substanzen im Wasser vorhanden sind. Nehmen die Bakterien überhand, so sterben die Pyxidiculen sehr bald ab, offenbar infolge der schädlichen Produkte der Bakterien, vielleicht auch hauptsächlich aus Sauerstoffmangel. War aber in die Kulturen nur ein kleines Stück fäulniserregender Substanz, z. B. ein Fliegenbein oder ein Insectenflügel, geraten, so entwickelte sich an der Oberfläche nur eine ganz feine, zarte Bakterienhaut. Diese Erfahrung nützte ich später bei meinen Versuchen aus.

Ich erzeugte in den Kulturen eine solche zarte Bakterienhaut, indem ich kleine Stücke von getrockneten Insecten und später, um eine vollkommenere Kontrolle der Vorgänge zu haben, kleine Portionen von Agar-Agar in die Kultur brachte, wo sie an der Oberfläche schwimmen mußten; dann entstand in ihrer Umgebung und von dieser ausgehend eine dünne Kahlhaut. Aber auch in einer solchen geht *Pyxidicula* zugrunde, wenn ihr nicht genügend Sauerstoff geboten wird. Dessen Zufuhr sicherte ich, indem ich am Boden des Uhrgläschens eine möglichst reiche Vegetation von Algen und Diatomeen unterhielt und die Kultur reichlichem Licht aussetzte. Die Kulturen befanden sich in je einem Uhrglas, dessen Deckel ein zweites aufgeschliffenes Uhrglas bildete; die Ränder waren durch Vaseline abgedichtet, um die Verdunstung des Wassers zu verhüten. Das Wasser selbst wurde öfter gewechselt.

Waren alle diese Vorsichtsmaßregeln beachtet, so gediehen die Pyxidiculen ausgezeichnet in dem Kulturgefäß; sie vermehrten sich rapid, und oft überzogen in einer einzigen dünnen Lage Tausende dieser Tiere die Oberfläche des Wassers (Textfig. D). In ihren Nahrungsvacuolen zeigten die Individuen solcher Kulturen bald nur mehr Bakterien. Die Vermehrung ging sehr rasch vor sich. Nach wenigen Tagen waren oft schon viele Tausende von Individuen vorhanden; davon geben die Photographien Textfig. D u. E eine Vorstellung.

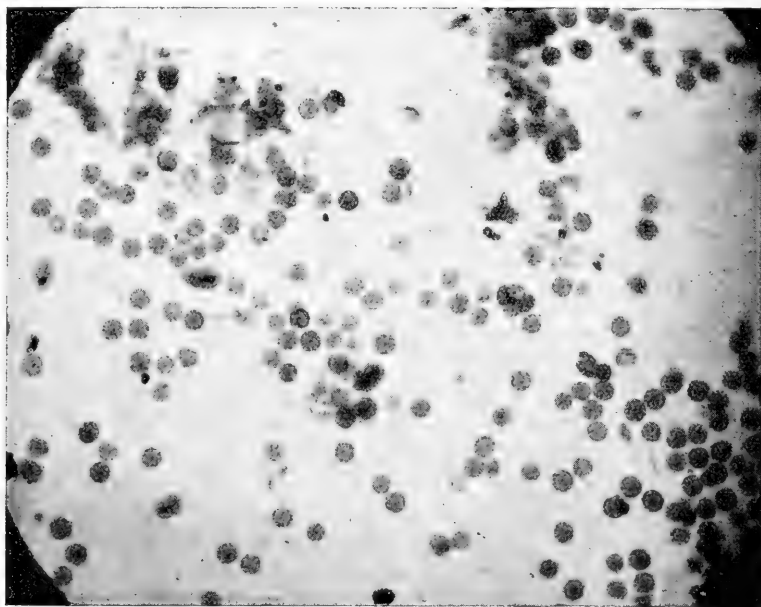


Fig. D.

Die so rasch sich fortpflanzenden Pyxidiculen zeigten bald bemerkenswerte Veränderungen an ihren Schalen; diese wurden immer klarer und durchsichtiger. Formen mit Höckerstruktur der Schale fehlten ganz; bald schwand auch die gelbe Schalenfarbe vollkommen, die Schalen wurden glashell und außerordentlich zart. Noch hatten sie im Anfangsstadium der Züchtung alle die normale Form (Textfig. E); man erkannte deutlich den Mündungsring, wenn die Schale sich mit ihrer Breitseite der Wasseroberfläche anschmiegte (Fig. 7, Taf. 29). Wo einige Tiere einen Klumpen bildeten und

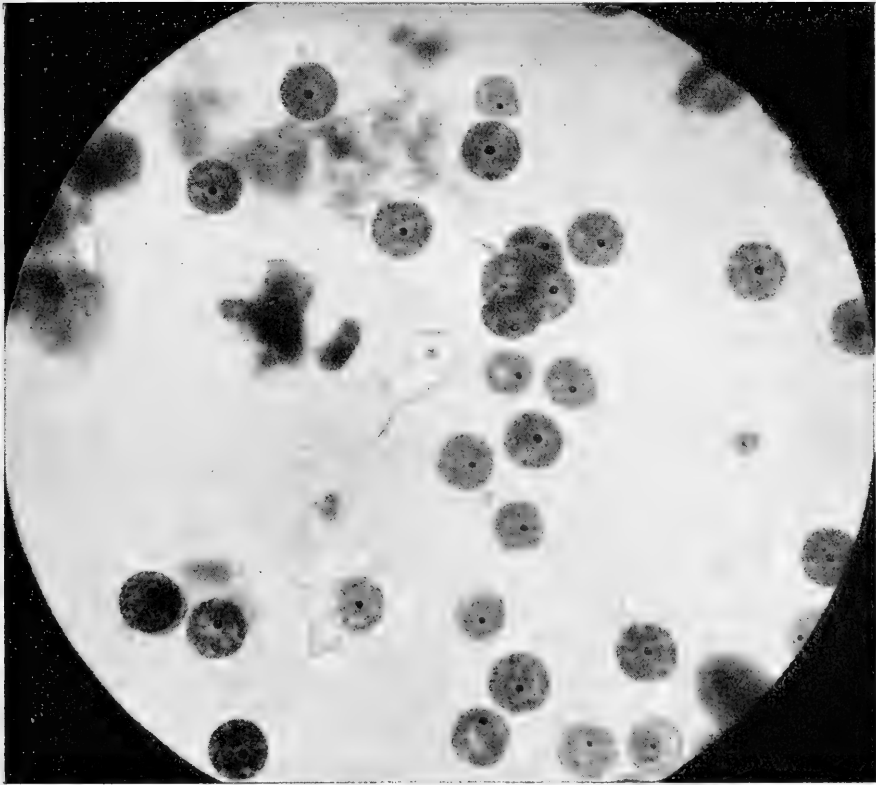


Fig E.

einige von ihnen von der Seite sichtbar wurden, ließ sich stets noch die charakteristische starke Wölbung der Schale feststellen (Fig. 14 u. 15, Taf. 29). Bei den Teilungsvorgängen sah man genau, wie ich es oben geschildert habe, die Schalen beider entstehenden Tochtertiere mit den Mündungen einander zugekehrt; meist hing also eine (die alte) Schale an der Wasseroberfläche, während die neu entstehende nach unten ins Wasser herunterhing (Fig. 11 u. 12, Taf. 29). Im Verlauf der Teilung wurde nicht selten die Adhäsionswirkung an der Wasseroberfläche zu gering, und das Teilungspaar fiel zu Boden; nicht selten sank nach vollendeter Teilung nur das junge Tier ab, während das alte an der Oberfläche hängen blieb; schließlich glitt auch in vielen Fällen das Tochttertier neben das alte Tier

an die Wasseroberfläche und haftete auch an ihr, die Kolonie der Oberflächenformen vermehrend (Fig. 12, Taf. 29).

War die Zucht einige Zeit in dieser Weise gehalten worden, so traten zwischen den deutlich erkennbaren schalentragenden Pyxidiculen zahlreiche kleine Individuen auf, welche keine Schale zu besitzen schienen. Sie sahen aber sonst in jeder Beziehung den Pyxidiculen ähnlich; sie hatten den gleichen Kern, entsprechende Pseudopodien, kontraktile Vacuole, waren aber in der Regel viel kleiner als die schalentragenden Pyxidiculen. Doch fanden sich alle Größenübergänge zu diesen (Textfig. F).

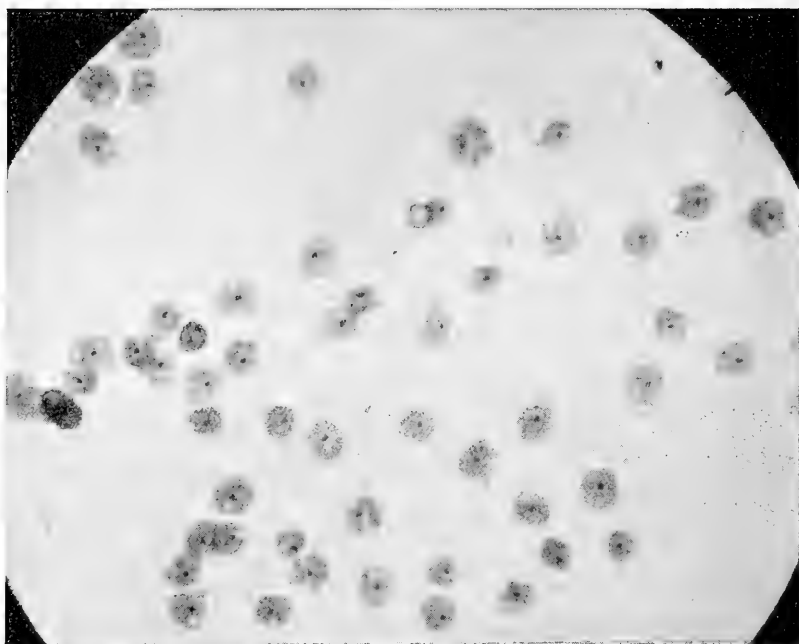


Fig. F.

Mein erster Gedanke beim Anblick dieser Formen wandte sich unter dem Einfluß der SCHAUDINN'schen Angaben der Möglichkeit zu, daß hier Gameten von *Pyxidicula* vorlägen. Diesen Gedanken mußte ich bald als irrtümlich fallen lassen; denn nicht nur fehlte jede Andeutung von Reifungs- oder Copulationsvorgängen, es zeigte sich auch, daß diese schalenlosen Stadien sich schier ins Ungemessene zu vermehren vermochten.

Es war also die Möglichkeit gegeben, daß hier Pyxidiculen vorlagen, denen infolge der veränderten Ernährung die Schale weggezüchtet war und welche nun ohne Schale nicht zur Normalgröße der schalentragenden Individuen heranwuchsen, sondern durch rapide Vermehrung an der Erreichung dieser Normalgröße verhindert wurden, ähnlich wie dies bei anderen Protozoen unter entsprechenden Verhältnissen geschieht, z. B. bei Trypanosomen.

Es lag aber natürlich auch die Möglichkeit vor, daß ich durch eine Mischkultur getäuscht worden war, daß also zwei ganz verschiedene Protozoenformen mir vorgelegen hatten. Gerade ich, der ich mit so vielen Zweifeln den SCHAUDINN'schen Angaben und denjenigen seiner Nachfolger über die „Zeugungskreise“ zahlreicher Protozoen gegenüberstand, mußte diese Möglichkeit mit besonderer Sorgfalt erwägen. So veröffentlichte ich zunächst nichts über meine Beobachtungen aus den Jahren 1907 und 1908, beobachtete weiter und wartete auf das Auftreten neuen Materials, um die ganze Versuchsanordnung wiederholen und ihre Resultate prüfen zu können.

Diese Möglichkeit bot sich endlich im Jahre 1914 in Freiburg i. Br. dar; in diesem Jahre traten in meinen Protozoenkulturen in genügender Menge Pyxidiculen auf, um mit ihnen experimentieren zu können. Die gleiche Versuchsanordnung wie 1907 lieferte mir wieder die schalenlosen Formen in sehr großer Menge. Ich bin sehr befriedigt, daß ich den Abschluß der Arbeit so lange hinausschieben mußte; denn so konnte ich durch die seither vervollkommnete Technik mit viel größerer Sicherheit die Identität der Ausgangsform und der Kulturform prüfen. Die Übereinstimmung des Baues, der Kernteilung und die vielen Übergangsformen haben mich jetzt schließlich überzeugt, daß ich es wirklich in den kleinen schalenlosen Formen mit einer künstlich erzeugten Kulturrasse von *Pyxidicula opercularis* zu tun hatte.

Allerdings das Experimentum crucis gelang mir nicht; ich konnte bisher die schalenlose Form nicht wieder in die schalentragende umzüchten. Bei Darbietung einer reinen Algen- und Diatomeenkost gingen mir die schalenlosen Kulturformen immer wieder zugrunde. Das konnte seinen Grund darin haben, daß die kleinen Zwergformen nicht imstande waren, die im Verhältnis zu ihrem Körperrumfang zu großen Organismen zu bewältigen. Auch ist nach meinen Erfahrungen bei einer ganzen Reihe von Protozoenformen die Übertragung eines Kulturstammes aus einem an organischen Stoffen und Bakterien reichen Medium in eine Reinwasserumgebung stets sehr

gefährlich. Ich habe Kulturstämme von *Amoeba proteus* und anderen Amöben, Rhizopoden verschiedener Gruppen, Flagellaten und Ciliaten in dieser Weise geschädigt gesehen. Es mag dies auf osmotische Wirkungen zurückzuführen sein.

Trotzdem glaube ich also, ein Kulturrasse von *Pyxidicula opercularis* vor mir gehabt und beobachtet zu haben. Immerhin muß ich bei Anwendung der gleichen strengen Kritik, welche ich für Protozoenuntersuchungen stets für notwendig halte und den Arbeiten anderer gegenüber zur Anwendung bringe, zugestehen, daß bei aller Sorgfalt und Kontrolle die Möglichkeit eines Irrtums nicht außer jedem Zweifel steht.

Wir werden bei weiterer Verfolgung meiner Beobachtungen sehen, daß die Wahrscheinlichkeit eines solchen Irrtums sehr gering ist. Zudem ermutigt mich zur Veröffentlichung meiner Ergebnisse, daß im Verlauf der Untersuchung die Kernteilung der Kulturformen sich als außerordentlich günstig für die Beobachtung und in den Ergebnissen als sehr wichtig für die Beurteilung und weitere Erforschung des Kernbaues und der Kernteilung bei den niederen Protozoen erwies.

5. Entstehung, Bau und Fortpflanzung der Kulturformen.

Die Entstehung der schalenlosen Kulturformen aus den normalen Pyxidiculen ist nicht ohne weiteres zu verstehen. Wir haben ja oben gesehen, daß bei der normalen Teilung das Tochtertier eine Schale erhält, welche fast genau dieselben Ausmaße hat wie diejenige des Muttertieres. Im Anfang bemerkt man denn auch in einer bacterienfressenden Kultur nur annähernd untereinander gleich große Individuen. Sie sind etwa ebenso groß wie die schalentragenden Ausgangsformen. Aber ihre Schale ist viel dünner und weicher; sie enthält offenbar keine verhärtenden Substanzen oder doch erheblich weniger als beim normalen Tier. Das zeigt sich schon darin, daß die Schale im konservierten Präparat sehr leicht ihren glatten, kreisförmigen Umriß verliert; sie ist oft gefaltet, gleichsam zerknittert (Taf. 29 Fig. 7, 11, 13). Zugleich zeigt sie eine starke Neigung, sich mit den verschiedenen Farbstoffen zu färben, vor allem mit Anilinfarben. Lange bleibt die äußerste Schicht am stärksten färbbar und sieht bei Färbung mit Eisenhämatoxylin wie ein scharf gezogener Strich aus (Taf. 29 Fig. 7).

Die Weichheit der Schale und ihre Fähigkeit, Farbstoffe zu

speichern, sprechen für ein Vorherrschen von organischen Substanzen in ihrer Masse. Sie entspricht wohl in der Hauptsache der organischen Grundlage, welche wir bei allen Schalenbildungen der Protozoen kennen oder annehmen; in diese organische Grundsubstanz werden mineralische Schalensubstanzen eingefügt oder abgelagert. Eine solche zarte Schale einer Kultur-*Pyxidicula* entspricht in Aussehen und Verhalten vollkommen der Schale einer frisch aus der Teilung hervorgegangenen jungen, normalen *Pyxidicula*. Bei jener werden aber beim Altern allmählich Kieselsäure und andere Substanzen eingelagert, so daß sie dicker und dunkel gefärbt wird und eine Oberflächenstruktur ausbildet. Jede Spur einer solchen fehlt bei den Kulturformen. Sie kommen auch nicht dazu, die Schale zu verstärken und zu vervollkommen, sondern vermehren sich vorher.

Dies geschieht durch Zweiteilung. Dabei findet man Bilder, welche in merkwürdiger Weise von der normalen Teilung abweichen. In meinen Münchener Kulturen fand ich zahlreiche dünnchalige, aber normal große Individuen, welche sich nicht, wie es normalerweise bei *Pyxidicula* und wie es bei der Mehrzahl der Thecamöben der Fall ist, quer teilten, sondern innerhalb der erhalten bleibenden Schale des Muttertieres der Länge nach in zwei Tochtertiere zerfielen (Taf. 29 Fig. 17). Damit ist die für die Kulturformen charakteristische neue Teilungsform angebahnt. Es scheint, daß nicht selten die beiden Sprößlinge aus der alten Schale auskriechen. Denn in jungen Kulturen findet man oft einzelne leere Schalen umgeben von einer Gruppe kleiner Individuen, welche entweder nur eine ganz dünne Schale oder, im Leben beobachtet, scheinbar keine Spur von einer Schale mehr besitzen. Der Durchmesser dieser kleinen Individuen beträgt in der Regel die Hälfte des Durchmessers der normalen Tiere. Doch hatte ich auch Kulturen, in denen der Durchschnittsdurchmesser der Individuen auf $\frac{1}{4}$ des Normalindividuums herabsank (vgl. Maßangaben S. 591 4,5 bis 9, 10—15 μ).

Es ist bemerkenswert, daß in einer Kultur das Durchschnittsmaß der Individuen etwa das gleiche ist und daß nur einzelne Tiere in ihren Maßen zu dem größeren Typus der Ausgangsform überleiten.

Die Teilung innerhalb der Schale und das Auswandern aus ihr scheint aber die seltenere Form der Entstehung der Kulturformen zu sein. Meist geht in frischen Kulturen die Rückbildung der Schalen rasch vor sich. Die weichschaligen Individuen zerschnüren

mit dem Protoplasma bei der Teilung die weiche Schale. Die so entstehenden Sprößlinge, welche ihren Ursprung wiederum einer Längsteilung verdanken, bleiben beide an der Wasseroberfläche, wo sie sehr bald zu einer neuen Teilung schreiten. Sie wachsen nunmehr nicht mehr zur Normalgröße der schalentragenden Individuen heran; lange Wachstumszeiten sind bei ihnen nicht zu beobachten. Vielmehr erfolgen rasch viele Teilungen hintereinander, und man sieht die Tiere in dichten Gruppen die ganze Wasseroberfläche des Kulturgefäßes überziehen. Ihre Anordnung in Gruppen zu 4, 8, 16 und mehr Individuen verrät uns ihre gemeinsame Abstammung (Taf. 30 Fig. 38). Oft liegt zwischen ihnen noch ein altes schalentragendes Individuum oder eine leere Schale.

Neu gebildete Kulturindividuen zeigen noch eine deutliche, dünne und sehr biegsame Schale, die oft bei der Konservierung gefaltet und zerknittert wird. Wie bei den großen schalentragenden Formen ist auch bei den kleinen Kulturformen Pseudopodienbildung selten zu bemerken. Sind solche vorhanden, so sind sie breit und lappig wie bei der Ausgangsform. Eine kontraktile Vacuole ist wie bei jener zu beobachten (Taf. 29 Fig. 25); der Kern hat die entsprechende relative Größe und denselben Bau wie bei den großen Individuen. Nur bei der raschen Aufeinanderfolge der Teilungen lassen sich bei ihm Anzeichen dafür finden, daß er gar nicht oder selten in den vollkommenen Ruhezustand zurückkehrt, wie das unten bei der Beschreibung der Kernteilungsvorgänge beschrieben werden soll (S. 629).

In Protoplasma finden sich in den Nahrungsvacuolen nur Bakterien oder Reste von solchen, größere Organismen außerordentlich selten. Volutin ist auch bei diesen Formen noch in mehr oder minder reichlichem Maße vorhanden.

Die Teilung verläuft, wie wir sahen, bei diesen Kulturindividuen stets als Längsteilung. Sie gleicht fast der Teilung einer Amöbe. Eine hantelförmige Einschnürung zertrennt die beiden Tochterkörper (Taf. 30 Fig. 40 u. 41), sie entfernen sich voneinander, wobei ihr Plasmaleib sich oft zipfelförmig auszieht (Taf. 30 Fig. 29). Die Sprößlinge bleiben beide nebeneinander an der Wasseroberfläche, ohne sich weit voneinander zu entfernen.

Was aber diese Formen deutlich von den Amöben unterscheidet, ist die Hüllsubstanz, der Rest der Schalengrundlage, der bei den Teilungen noch deutlich in die Erscheinung tritt. Man sieht schon bei dem lebenden Tiere diese Substanz wie einen schleimigen Rand

den Körper umziehen. Sie zieht sich bei der Teilung in langen Zipfeln zwischen den Tochtertieren aus; vielfach kann man bei einer Gruppe von Tieren infolge dieser Streifen von Hüllsubstanz genau feststellen, daß sie gemeinsamer Abstammung sind und in welcher Reihenfolge sie durch Teilungen aus einem Muttertier entstanden sind (Taf. 30 Fig. 38). Noch besser läßt sich dies an den gefärbten Präparaten verfolgen; denn die Hüllsubstanz nimmt auch in diesen Stadien Farbstoffe, vor allem Anilinfarben, sehr begierig auf. So färbt sie sich bei Behandlung mit GIEMSA's Azur-Eosin schön rot. Die Fig. 38, Taf. 30 zeigt sehr deutlich diese Verbindungsstreifen zwischen den einzelnen Individuen, und man sieht noch im Bild den Ausdruck der im Leben leicht feststellbaren zähflüssigen Beschaffenheit der Schalengrundlage.

Nach längerer Züchtung in der Kultur sehen die Pyxidiculen sehr verschieden von den Ausgangsformen aus. Sie sind ganz flach an der Wasseroberfläche ausgebreitet und gleichen daher Amöben. Ihr Umriß ist nicht mehr kreisförmig, sondern oft in Zipfel ausgezogen. Doch sind sie bei weitem nicht so formveränderlich wie selbst die trägsten unter letzteren. Meine Zweifel, ob es sich nicht doch um einen amöbenähnlichen Organismus handle, der als Verunreinigung in die Kulturen geraten war, wurden aber durch einige immer wiederkehrende Befunde abgeschwächt. Erstens konnte man selbst an den ganz flach ausgebreiteten Individuen Reste der Schalengrundsubstanz feststellen, die oft — besonders bei frühen Teilungsstadien — wie ein flaches Schild die Oberfläche des Tieres deckte; diese Stadien erinnern dann sehr an die von CLAPARÈDE u. LACHMANN beschriebene *Pseudochlamys patella* (vgl. z. B. Fig. 89—91, Taf. 32). Vor allem tritt aber die Zusammengehörigkeit mit *Pyxidicula* bei Individuen zutage, welche nachträglich sich von der Wasseroberfläche lösen und auf Fremdkörpern sich ansammeln oder, Klumpen bildend, aufeinander sitzen (Fig. 77—80, Taf. 32). Sobald diese Tiere der Wirkung der Oberflächenspannung entzogen sind, nehmen sie wieder die gewölbte Gestalt an, welche für *Pyxidicula* so charakteristisch ist. Auch tritt bei ihnen der Schalenrest in der Seitenansicht deutlicher hervor, als das in der Aufsicht möglich ist (Fig. 77, 79, 80, Taf. 32).

Das Auffallendste an den Kulturpyxidiculen ist die Änderung der Teilungsrichtung des Kernes. Wie der Zelleib sich längsteilt, so ist die Einstellung der Kernspindel geändert, um 90° gedreht. Während bei den normalschaligen Tieren die Kernspindel sich senk-

recht zur Ebene des Schalenrandes streckt, dehnt sie sich bei den Kulturformen entsprechend der Längenausdehnung des Tieres parallel zur Wasseroberfläche aus.

Das in dieser Veränderung erkennbare zellmechanische Problem wird weiter unten nach Schilderung des Zellteilungsvorganges erörtert werden.

6. Vielkernigkeit und Plasmogamie.

In den Kulturen schwankt die Teilungsgröße der Individuen nicht unerheblich. Es finden sich zahlreiche abnorme Teilungen. Man hat den Eindruck, als hätten die neuen Verhältnisse eine Störung im Ablauf des Teilungsvorgangs verursacht. Das spricht sich schon darin aus, daß in den Kulturen viele mehrkernige Individuen auftreten (Fig. 34, 37, Taf. 30). Die Mehrkernigkeit kann verschiedene Ursachen haben: es ist nicht stets mit einer Kernteilung sofort eine Plasmateilung verbunden, und es kommt sehr häufig zu einer Verschmelzung einkerniger Individuen zu vielkernigen Gebilden.

Die erstere Erscheinung tritt besonders häufig in älteren Kulturen auf. Da sieht man oft zweikernige Individuen, bei denen die Kerne schon vollkommen rekonstruiert sind, ehe die Einschnürfurche sie in zwei Tochterkerne zerlegt hat. Sie bilden oft die Furche zurück und leben als zweikerniges Tier fort, in dem aber jeder Kern von dem andern sehr unabhängig bleibt (Fig. 23, Taf. 29). Denn weitere Teilungen erfolgen nicht an beiden Kernen gleichzeitig, sondern oft ist der eine mitten in der Teilung begriffen, während der andere noch vollkommen in Ruhe verharrt. Dreikernige Tiere entstehen auf diese Weise sehr häufig (Taf. 30 Fig. 34 u. 37). In derselben Weise können diese vierkernig (Fig. 35), ja sieben- bis achtekernig werden. Nie habe ich in solchen Gebilden gleichzeitige Teilung zweier Kerne beobachtet. Das Vorwiegen einkerniger Individuen in allen Kulturen veranlaßt mich zu der Annahme, daß solche vielkernige Bildungen stets wieder in einkernige Tiere zerfallen.

Der andere Typus der Entstehung vielkerniger Tiere, die plasmogame Verschmelzung, kommt viel häufiger in jungen Kulturen vor, in denen die Tiere noch ziemlich gut ausgebildete Schalen besitzen. Zu ihrer Entstehung führen wiederum zwei Wege: 1. Rück-

gängigmachen einer angebahnten Teilung und 2. Verschmelzung von Weichkörpern, welche aus den Schalen austreten.

In manchen Präparaten aus Kulturen, welche nicht ganz gut gediehen, fanden sich viele Schalenpaare, welche aus einem Teilungsvorgang stammten. Während die Neubildung der Tochterschale sich regelrecht vollzogen hatte und der Kernteilungsvorgang zum normalen Abschluß gelangt war, war die Plasmateilung nicht vollendet worden. Infolge von irgendeiner Störung war der Plasmakörper wieder einheitlich in die alte Schale zurückgezogen worden (Fig. 23, Taf. 29).

So findet man denn häufig neben leeren Schalen solche, welche einen Plasmakörper mit zwei Kernen enthalten. Auch an solchen habe ich keine simultanen Kernteilungen beobachtet.

Nicht selten kann man die Vereinigung von Individuen beobachten, welche aus ihren Schalen ausgetreten sind. Schädigungen verschiedener Art, so Sauerstoffmangel, Druck usw., scheinen Austritt und Verschmelzung zu begünstigen. Es entstehen auf diese Weise oft vielkernige, recht große Plasmakörper. Solche kann man auch künstlich veranlassen, indem man Tiere unter dem Deckglas einschließt und sie dabei einem gelinden Druck aussetzt. Unter diesen Voraussetzungen sah ich sehr häufig zwei nahe beieinanderliegende Tiere ihre Schalen verlassen und sich zu einem zweikernigen Plasmakörper abkugeln, der sich auch oft mit einer derberen Plasmahaut umhüllt (Taf. 29 Fig. 24). Einen ähnlichen Vorgang konnte ich unter entsprechenden Verhältnissen auch bei *Arcella* oft beobachten.

Auf dieselbe Weise gelingt es auch leicht, größere Zahlen von Tieren zur Plasmogamie zu bringen; so

vereinigten sich bei meinen Versuchen 3, 5 und mehr Tiere. In einem Fall verschmolzen 11 Tiere zu einem großen kugligen Gebilde, um welches die 11 leeren Schalen herumlagen (Textfig. G).

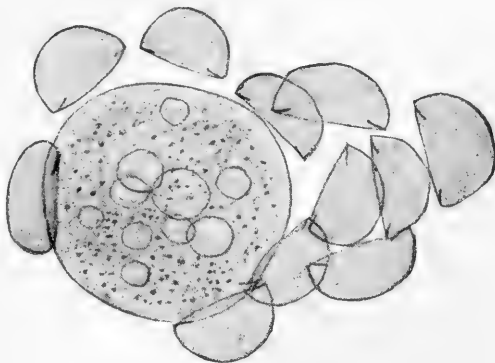


Fig. G.

In keinem Fall konnte ich eine Weiterentwicklung von solchen Verschmelzungsprodukten verfolgen. In natürlichen Kulturen fand ich nicht selten zwei- und mehrkernige Tiere und abgekugelte Stadien; meine anfängliche Vermutung, es könne sich um Stadien geschlechtlicher Vorgänge handeln, erhielt durch meine Beobachtungen keine Stütze.

Ich gelangte vielmehr zur Überzeugung, daß es sich um einen rein physikalischen Vorgang handelt, bedingt durch schädigende Einflüsse auf das flüssige Protoplasma des Tierkörpers. Ich nehme an, daß ähnliche Beobachtungen Forscher leicht zu irrtümlicher Annahme von geschlechtlichen Vorgängen verführen können und wohl in manchen Fällen schon verführt haben.

7. Die Kernteilung der Kulturform von *Pyxidicula operculata*.

Nur bei der Kulturform konnte ich mit hinreichender Vollständigkeit die Kernteilung studieren. Die schalentragenden Normalformen sind zu diesem Zweck nicht günstig; bei der Kleinheit der Tiere ist es technisch fast ausgeschlossen, sie im Einzelpräparat zu behandeln. Daher habe ich nur einzelne Stadien der Kernteilung bei ihnen beobachten können, welche aber genügten, um die Übereinstimmung der wichtigen Vorgänge mit jenen bei der Kulturform zu zeigen (vgl. die Textfig. H u. J).

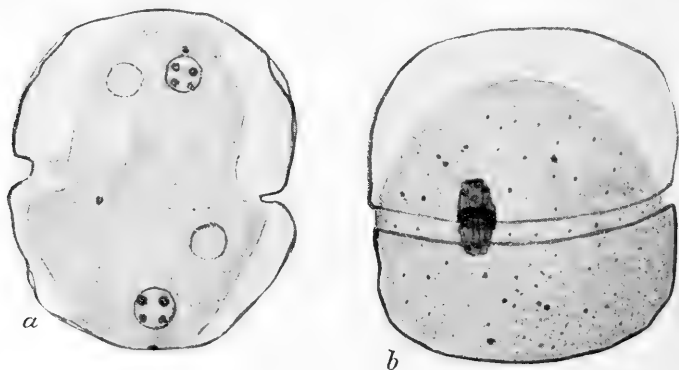


Fig. H.

Um so günstiger sind letztere. Da sie an der Oberfläche des Wassers schweben, gelingt es leicht, sie mit Deckgläschen auf-

zufangen. Bei der Konservierung haften sie am Glas, und ähnlich wie bei den Präparaten von Kulturamöben erhält man Massen von Individuen, unter denen alle Teilungsstadien vertreten sind, nebeneinander in einem Präparat. Allerdings sind die Kulturformen sehr klein und somit auch die Kernbilder sehr winzig. Dieser Nachteil wird aber wenigstens zum großen Teil dadurch aufgehoben, daß viele Phasen der Teilung wie auch der ruhende Kern Bilder von überraschender Klarheit und Deutlichkeit darbieten.

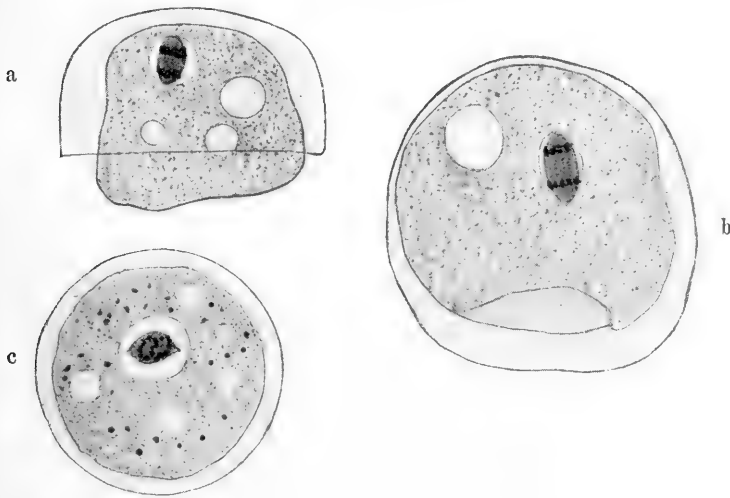


Fig. J.

Ich möchte nicht unterlassen, hervorzuheben, daß der Ablauf der Kernteilung bei dem von mir untersuchten Protozoon auf alle Fälle — selbst wenn ich trotz aller Vorsichtsmaßregeln bei der Kombination der beiden Formen, die ich studierte, einer Täuschung zum Opfer gefallen wäre — dennoch für unsere Kenntnis der Konstitution und Teilung der Protozoenkerne seine volle Bedeutung behält.

a) Technische Vorbemerkung.

Beim Studium von Kernstrukturen kommt es sehr auf eine sorgfältige Anwendung einer erprobten Technik an; vor allem muß jede Technik mit vorsichtigster Kritik angewandt und beurteilt werden. Das gilt vor allem von der Färbungstechnik.

Zur Konservierung wurden Pikrinessigsäure, FLEMMING'sche Lösung, 1% Osmiumsäurelösung und später vorzugsweise SCHAUDINN's

Sublimatlösung (warm) angewandt. Auf das Auswaschen des Fixierungsmittels wurde die größte Sorgfalt angewandt: bei Pikrinessigsäure wurde 70% Alkohol, bei den osmiumhaltigen Konservierungsmitteln fließendes Wasser, beim Sublimat Iodalkohol und Alkohol 70% gebraucht.

Von Färbungen wurden zu den verschiedenen Zwecken sehr verschiedenartige benutzt; die besten Resultate ergaben Eisenhämatoxylinfärbung, mit Gegenfärbung von Bordeauxrot oder Lichtgrün. Im Anfang der Arbeit wurden viele Färbungen mit Safranin, DELA-FIELD's Hämatoxylin, Brasilin, Boraxkarmin und anderen Farbstoffen durchgeführt. In der letzten Zeit habe ich viele Präparate mit GIEMSA's Azur-Eosin behandelt und dabei bemerkt, daß diese Färbung und die Eisenhämatoxylinfärbung sich in der vorzüglichsten Weise ergänzen. Kann man gleiche Stadien, die mit je einer dieser Methoden behandelt wurden, miteinander vergleichen, so erhält man ungeahnte Einblicke in gewisse Eigenschaften der gefärbten Substanzen. Ich verdanke den Hinweis auf die große Brauchbarkeit der GIEMSA-Färbung im Feuchtpräparat und vor allem auf die Vorteile der kombinierten Benutzung der GIEMSA- und Eisenhämatoxylinfärbung der Arbeit von v. WASIELEWSKI u. KÜHN über den Bau und die Teilung der Amöbenkerne. Die vorzüglichen Präparate meines Assistenten Herrn Prof. A. KÜHN, welche ich oft zu studieren Gelegenheit hatte, haben mich von allen Vorurteilen bekehrt, welche ich früher gegen die GIEMSA-Färbung hatte. Bei vorsichtiger und kritischer Verwendung — natürlich nur im feuchterhaltenen Präparat — ist sie eine der besten Färbungsmethoden.

Die Beizfärbung mit Eisenhämatoxylin ist unzweifelhaft eine Färbung, deren Wirkung weniger von der chemischen Zusammensetzung als von der Dichte der behandelten Substanzen abhängt. Sie ist daher ein vorzügliches Hilfsmittel, um die wechselnde Dichte gewisser Kernsubstanzen zu beurteilen. Ich glaube nicht, daß bei starker Färbung ein Anzeichen einer bestimmten Affinität zur gefärbten Substanz vorliegt; denn alle Kernsubstanzen werden gleichmäßig stark vom Hämatoxylin nach Eisenbeize gefärbt. Sie halten aber den Farbstoff verschieden intensiv zurück, wie sich bei der Differenzierung ergibt. Es handelt sich wohl, wie bei der technischen Färbung, in der Hauptsache um ein Adsorptionsphänomen. Dafür spricht die Erfahrung, daß Kernbestandteile, welche im Verlauf der Teilung nach dem morphologischen Bild ihren Dichtezustand ändern, auch im Verhalten zur Eisenhämatoxylinfärbung Verände-

rungen zeigen. Im gleichen Sinn ist wohl die von mir bei meinem Untersuchungsobjekt gefundene Tatsache zu deuten, daß die am stärksten mit dem Eisenhämatoxylin sich imprägnierenden Substanzen, z. B. diejenige der „Chromosomen“, sehr oft auch einen Niederschlag auf sich festhalten, welcher den Umfang des betreffenden Gebildes künstlich vergrößert und dem Differenzierungsmittel erheblichen Widerstand leistet.

Vor kurzem habe ich gezeigt (DOFLEIN, 1916a), daß es bei Anwendung von Dunkelfeldbeleuchtung gelingt, im Protoplasma Verfestigung flüssiger Bestandteile und umgekehrt die Verquellung und Verflüssigung fester Bestandteile zu verfolgen. Die Bilder, welche man dabei beobachtet, erinnern sehr an Umwandlungsformen, welche Kernbestandteile im Verlauf der Teilung durchmachen. Die Annahme liegt durchaus nahe, daß in beiden Fällen Dichtigkeitsänderungen vorliegen, und wie wir unten sehen werden, sprechen im Kern der Ablauf der Vorgänge und die Färbungsreaktionen dafür, daß an den einzelnen Kernbestandteilen während des Teilungsablaufs regelmäßige Dichteänderungen vorkommen.

Man wird in dieser Auffassung bestärkt, wenn man in vorichtigster Weise bei der Färbung und Differenzierung verfährt. Vor allen Dingen letztere sollte stets in der behutsamsten Weise unter scharfer Kontrolle durchgeführt werden. Differenziert man auf einer Färbebank (vgl. mein Lehrbuch, 4. Aufl., 1916), so kann man den Differenzierungsvorgang in jeder Phase unterbrechen oder abbrechen. Während er abläuft oder indem man nach dem Vorbild von BOVERI u. McFARLAND, welche mit dieser Methode der „fraktionierten Differenzierung“ bei Centrosomenstudien wichtige Ergebnisse erzielten, die Präparate auf den verschiedensten Stufen der Differenzierung zur mikroskopischen Untersuchung fertig macht, kann man sehr bemerkenswerte feine Strukturen zu Gesicht bekommen.

Die Lösbarkeit der Kernsubstanzen in den benutzten Lösungen sowie die Gefahren der Quellung oder von Zersetzungen sind nicht allzu groß. Ich habe mich durch vergleichende Versuche davon überzeugt. Es ist also in den meisten Fällen nicht notwendig, beschleunigte Methoden anzuwenden. Zudem ist für die gewöhnliche Eisenhämatoxylinmethode ein Zeitraum von wenigen Stunden genügend. Viele neuere Protozoenuntersuchungen leiden darunter, daß die ihnen zugrunde liegenden Präparate schnell und flüchtig angefertigt sind; ein erfahrener Techniker erkennt dies schon an den

Abbildungen. Eisenhämatoxylin ist stets eine trügerische Färbungsmethode; sie färbt alle möglichen Inhaltskörper und erzeugt täuschende Bilder. Will man sie anwenden, und da sie sehr schöne, klare Bilder liefern kann, soll man sie auch anwenden, so muß dies unter Kontrolle durch andere Methoden geschehen. Die HARTMANN'sche Schule hat durch die Anwendung der Schnellmethoden, z. B. nach ROSENBUSCH, manche trügerische Deutung der Objekte von vornherein verschuldet. Man kann bei genügender Erfahrung den Abbildungen entnehmen, was für Vorgänge in Wahrheit hinter dem Dargestellten sich verbergen; die grob angefertigten Präparate haben aber die Autoren verführt, aus ihnen abzulesen, was der Theorie jeweils entsprach.

Hat man die Differenzierung weit getrieben, so empfiehlt sich vor allem Nachfärbung mit Neutralrot. Bei geschickter Anwendung liefert diese Farbe gut abgestufte Färbung von Formbestandteilen der Zelle, aus welchen das Eisenhämatoxylin schon ganz oder fast ganz ausgezogen ist. Auch dabei stellen sich Beziehungen zwischen der Intensität der Färbung und der Dichte der gefärbten Substanz heraus.

Die GIEMSA'sche Azur-Eosinfärbung diente mir als hauptsächliche Kontrolle der mit Eisenhämatoxylin-Bordeauxrot erreichten Befunde. Meine Erfahrungen machen mich zu der Annahme geneigt, daß auch hier Adsorption eine größere Rolle spielt als chemische Affinitäten. Ich schließe das zunächst aus der Tatsache, daß die Doppel- bis Dreifachfärbung in der Verteilung der Farben auf die Kern- und Zellbestandteile so oft in ihr Gegenteil umschlägt. Selbst bei sorgsamster Befolgung aller Regeln erhält man oft gegensätzliche Resultate. Sehr gleichmäßige Präparate fallen meist ganz der Regel entsprechend aus; ist aber in einem Präparat etwas vorhanden — etwa ein größeres Stück Bakterienrasen —, was reichlich Farbstoff an sich reißt, so kann der Ausfall der Färbung sehr stark dadurch beeinflußt werden.

Da in der Regel die dichtesten Bestandteile sich violett, die etwas weniger dichten blau, die wenigst dichten sich rot und rosa färben, so ist man zunächst geneigt, an ähnliche Zusammenhänge wie bei der Eisenhämatoxylinfärbung zu denken. Das kann aber nicht durchweg zutreffen; denn nicht selten sind gerade die dichtesten Teile, wie Pellicula und pelliculare Organellen, Geißeln, Achsenfäden, Stützapparate u. dgl., stark rot gefärbt. GIEMSA selbst neigt der Meinung zu, daß seine Färbung auf chemischer Affinität

beruhe. Es läßt sich schwer eine bestimmte Stellung zu diesem Problem einnehmen, da man ja nicht einmal bei der technischen Färberei von Stoffen, Garnen und Papieren zu einer definitiven, einheitlichen Auffassung gelangt ist. Jedenfalls dürfen wir ebensowenig bei der GIEMSA-Färbung wie bei irgendeiner anderen Färbung aus der gleichartigen Farbe von Zellstrukturen auf Übereinstimmung ihrer chemischen Zusammensetzung schließen. Wir müssen uns vor Augen halten, daß, selbst wenn rein chemische Prozesse eine Rolle spielen, diese nebensächlicher Art sein können, z. B. auf der sauren oder alkalischen Reaktion der die betreffenden Strukturen aufbauenden Stoffe beruhen können.

Meine Färbungsergebnisse erlauben mir jedenfalls keine Schlüsse auf die chemische Natur der gefärbten Zell- und Kernstrukturen. So erhielt ich in den verschiedenen Phasen der Kernteilung, wie wir unten erfahren werden, ganz verschiedene Färbungen von morphologisch und in ihrem Schicksal übereinstimmenden Kernbestandteilen. So sah ich bei Eisenhämatoxylinfärbung die Substanz der „Chromosomen“ sich bald tief schwarz, bald gar nicht färben; und zwar war dies ganz regelmäßig auf bestimmte Phasen des Kernteilungsvorganges verteilt. Bei der GIEMSA-Färbung zeigten sich entsprechend regelmäßige Verschiedenheiten bei der Substanz des Caryosoms, weniger regelmäßig bei der Kernmembran. Die Chromosomensubstanz war allerdings fast immer mit diesem Verfahren rot gefärbt.

Mit den als „Chromatinfarbstoffen“ bezeichneten Farben Boraxkarmin, Methylgrün und Safranin erhielt ich nie eine Chromosomenfärbung bei meinem Objekt, während das Caryosom sich mit Boraxkarmin und Safranin intensiv färbt, obwohl aus ihm kein Beitrag zum Aufbau der „Chromosomen“ geliefert wird.

b) Der ruhende Kern.

Bei den Kulturformen von *Pyxidicula* findet man viel seltener vollkommen zum Ruhestadium zurückgekehrte Kerne als bei der schalentragenden Ausgangsform. Dies ist nicht erstaunlich, denn bei letzterer verstreichen zwischen zwei Teilungen viel beträchtlichere Zwischenzeiten als bei der Kulturform, welche, wie wir sahen (S. 606), sich sehr rasch in der Aufeinanderfolge zu teilen vermag.

Bei beiden Formen kann man die Kerne leicht im Leben studieren. Sie sind stets von einer kreisförmigen Kontur umgrenzt. Da diese sowohl bei Flächenansicht von oben und unten als auch

bei Seitenansicht bemerkbar ist, so verrät sie eine Kugelgestalt des Kernes. Beim Umwälzen von Tieren kann man sich von der Richtigkeit dieser Annahme überzeugen.

Eine haarscharf begrenzte Kernmembran umschließt das flüssigkeitsreiche Kernbläschen. Sie ist im Leben deutlich sichtbar, ebenso der kugelförmige Binnenkörper, das Caryosom. Er ist stark lichtbrechend, etwa so stark wie die Kernmembran. Im Leben erscheint er vollkommen homogen; weder Granulierungen noch Vacuolen sind in ihm sichtbar. Daher vertraue ich den Konservierungs- und Färbungsmitteln am meisten, welche ihn im Präparat ebenso erscheinen lassen.

Zwischen Kernmembran und Caryosom erscheint die Zone des Außenkernes von einer klaren Flüssigkeit erfüllt. An der Kernmembran entlang liegen feine, stark lichtbrechende Körnchen. Oft glaubt man diese in einer lockeren Masse eingebettet zu sehen, von der aus feine radiale Stränge zum Caryosom laufen.

Bei allen Konservierungs- und den meisten Färbungsmethoden ist die Membran des Kernes mit aller Deutlichkeit zu erkennen; wie wir sehen werden, bleibt sie durch fast alle Stadien der Teilung nachweisbar. Bei GIEMSA-Färbung erscheint die Kernmembran stark rot gefärbt.

Das Caryosom hat bei Konservierung mit Sublimat genau denselben Durchmesser wie im lebenden Tier; wie dort erscheint es in seiner Substanz vollkommen homogen. Mit Eisenhämatoxylin färbt es sich tiefschwarz, mit GIEMSA leuchtend blau. Meist ist seine Umrißlinie genau kreisförmig, nur bei den Kulturformen finden sich leichte Abweichungen.

Bei Konservierung mit essigsäurehaltigen Gemischen jedoch ändert sich Umfang und Struktur des Caryosoms. Sowohl nach Pikrinessigsäure als auch nach FLEMMING's Gemisch erscheint das Caryosom größer. Es macht einen gequollenen Eindruck; nach Pikrinessigsäure erkennt man eine feine alveoläre Vacuolisierung (Fig. 18, Taf. 29). Nach FLEMMING's Gemisch lassen sich gröbere Granula unterscheiden, welche sich mit Eisenhämatoxylin sehr dunkel färben, während die Grundsubstanz heller bleibt (Fig. 19, Taf. 29). Der Vergleich mit dem lebenden Tier und der mit den verschiedenen Fixierungsmitteln konservierten Präparate hat mir die Überzeugung gebracht, daß die verschiedenen Bilder auf Kunstprodukte infolge der Konservierung zurückzuführen sind. Ganz entsprechende Vacuolisierungen und Granula-Ausfällungen hat ja A. FISCHER am un-

belebtem Eiweiß durch die verschiedenen Konservierungsmittel erzielt.

Ein Centriol konnte ich im Caryosom nicht nachweisen, obwohl dieselben Methoden mir erlaubten, bei anderen Organismen im Caryosom zentral gelegene Körner mit aller Deutlichkeit darzustellen. Ich muß an dieser Stelle auf eine Fehlerquelle hinweisen, welche leicht das Vorkommen eines Centriols im ruhenden Kern vortäuschen kann. Fig. 42, Taf. 30 zeigt eine Kultur-*Pyxidicula*, deren Kern im Caryosom ein deutliches schwarzes Zentralgebilde erkennen läßt. Fast alle Exemplare in gewissen Regionen von Präparaten, welche mit GIEMSA-Lösung gefärbt waren, zeigten dieses scheinbare Centriol. Die schwarze Färbung deutet darauf hin, daß sie nicht durch die Bestandteile der Azur-Eosinlösung verursacht sein kann. Sie ist vielmehr, wie meine Versuche mir bald zeigten, die Folge einer nicht ganz genügenden Entwässerung des Präparats bei der Acetonbehandlung. Die letzte Spur von Feuchtigkeit hat sich im Zentrum des Caryosoms angesammelt und macht im mikroskopischen Bild den Eindruck eines schwarzen punktförmlich kleinen Körpers. Wenn man unbedingt darauf angewiesen ist, Centriolen zu finden, kann man auch in einem solchen Gebilde eines erblicken.

Der Außenkern ist im konservierten Präparat meist in der Umgebung des Caryosoms leer; nur zarte Granulationen deuten an, daß sich wohl im Leben hier eine gerinnungsfähige Flüssigkeit befand. Solche feine Niederschläge, offenbar vom selben Charakter, findet man in der Nähe der Kernmembran stärker angehäuft. Radiäre Stränge ziehen von dieser Masse durch den Außenkernraum zum Caryosom. Sie sind nicht immer erkennbar und stets sehr zart. Sie stellen offenbar die Gerüstsubstanz des Außenkernes dar; denn in dieser Masse eingelagert finden sich Körnchen, welche sich mit verschiedenen Färbungen stark färben. In manchen Präparaten sind sie als solche mit hinreichender Deutlichkeit zu erkennen (vgl. z. B. Fig. 59, 60 u. 61, Taf. 31 und Fig. 86, Taf. 32). Es sind dies Abbildungen von Präparaten, welche mit besonderer Sorgfalt konserviert und gefärbt waren.

Hat man nach Eisenhämatoxylinfärbung stark differenziert, so sind diese Körnchen außer dem Caryosom das einzige, was einen braunen oder schwarzen Farbton beibehalten hat. Bei noch stärkerer Differenzierung erscheinen sie nur mehr vom Bordeauxrot rot gefärbt. Bei geringerer Differenzierung, wenn die Kernmembran

schwarz geblieben ist, sind sie tief schwarz und mit der umgebenden Grundsubstanz zu schwarzen Klumpen zusammengebacken.

Bei GIEMSA-Färbung sind sie stets deutlich zu sehen und stets rot gefärbt, wenn die Färbung überhaupt gelungen ist; vgl. vor allem Fig. 59—61, Taf. 31.

Diese Granulationen stellen im ruhenden Kern offenbar die „Chromosomensubstanz“ dar; das geht aus den Vorgängen während der Prophase hervor.

In den Kernen der rasch sich vermehrenden Kulturform findet man sie selten in so feiner Verteilung, wie wir nachher sehen werden.

c) Die Prophase.

Während der Prophase behält der Kern seinen kreisförmigen Umriß; da die Membran vollkommen als sehr deutliche Grenzschrift erhalten bleibt, so lassen sich die Vorgänge sehr genau verfolgen, und eine Verwechslung mit Strukturen im benachbarten Protoplasma ist nicht zu befürchten.

Die erste Andeutung einer Vorbereitung zur Teilung finde ich im Auftreten gröberer Granulationen im Außenkern. Kuglige oder ovale, manchmal fast stäbchenförmige Gebilde lassen sich da nachweisen, welche Farbstoffe energisch an sich reißen und zurückhalten. Bei Färbung mit Eisenhämatoxylin und Bordeauxrot sind sie anfangs meist alle noch rot gefärbt, doch tritt bald ein Moment ein, in welchen sie am stärksten die schwarze Färbung zurückhalten. Man kann dann einen Kranz von schwarzen Körnern zwischen Caryosom und Kernmembran erkennen (Fig. 81). Am Caryosom ist bis dahin keine Veränderung vor sich gegangen, welche zu der Annahme berechtigte, daß seine Substanz sich am Aufbau jener stark färbbaren Gebilde beteilige, die mehr und mehr den Eindruck von Chromosomen machen (Fig. 74, 81, 82, 83, 85, 87).

Vielfach liegen sie eng aneinander, und es macht fast den Eindruck, als ob einzelne der Körnchen zu längeren, stäbchenartigen Bildungen verschmolzen (Fig. 83, 87). Man findet Stadien, in denen fast alle diese Bildungen des Außenkernes stabförmig sind (Fig. 89); dann können sie ziemlich regellos um das Caryosom herumliegen. Nicht selten sah ich sie aber in einer ringförmigen Zone sich um das Caryosom regelmäßig anordnen. Der Gürtel, den sie bilden, umschließt das Caryosom wie den Saturn sein Ring.

In diesem Stadium der Prophase kommt es oft vor, daß die ge-

samte Substanz des Außenkerns zusammenschnurrt, so daß im optischen Querschnitt auch das Bild eines Ringes entsteht. Dann kann man in den Präparaten deutlich erkennen, daß die Gerüstsubstanz des Außenkerns sich beim Schrumpfen sowohl von der Kernmembran als auch vom Caryosom abgelöst hat. In ihre sich zusammenziehende Masse sind die stark färbbaren Körner eingeschlossen. Meist färbt sich in diesen Präparaten das Caryosom noch tief schwarz (Fig. 75, 88).

Von dieser Anordnung unterscheidet sich jener erstbeschriebene Ring ganz deutlich. Ich beobachtete ihn nämlich in Individuen, bei denen die Färbbarkeit der Kernbestandteile eine eigenartige Änderung erfahren hatte. Ich betrachte sie als gesetzmäßig, da ich sie immer wieder im gleichen Stadium und bei den verschiedenen Färbungsmethoden beobachtete.

Es schlägt nämlich jetzt die relative Färbbarkeit der Kernbestandteile um. Das Caryosom, welches bis dahin das Eisenhämatoxylin am stärksten festhielt, jedenfalls stärker als die chromosomenähnlichen Gebilde, wird jetzt schwächer färbbar, während diese jetzt zu den dunkelsten Gebilden im Kern werden.

Das Caryosom wird bedeutend größer; es vergrößert seinen Durchmesser auf das Doppelte bis $2\frac{1}{2}$ fache. Dabei erscheint es weniger dicht, seine Substanz ist lockerer (Fig. 62, 84). Sein Umriß beginnt von der Kreisform abzuweichen, wird etwas eckig, das ganze Gebilde zieht sich etwas in die Länge. Das Caryosom färbt sich jetzt bräunlich, später grau oder zeigt keine Spur der Eisenhämatoxylinfärbung mehr, sondern ist durch das Bordeaux-Rot blaß oder etwas dunkler rot gefärbt.

Gleichzeitig färben sich jene Stäbchen, die wir wohl jetzt mit der nötigen Vorsicht als chromosomenähnliche Bildungen bezeichnen können, viel intensiver als früher. Während das Caryosom rosa oder rot, die Kernmembran lebhaft rot gefärbt ist, sind sie die einzigen Inhaltsgebilde des Kernes, welche braun oder grau gefärbt sind. Sie zeigen wohl noch einen roten Ton, der durch das Braun oder Grau durchschimmert. Ihre Konturen sind aber mehr oder minder scharf dunkelbraun oder gar schwarz gefärbt (Fig. 76 u. 84). In einzelnen Präparaten heben sich auch schon die ganzen Stäbchen tiefschwarz von dem Hintergrund des blassen Caryosoms ab (Fig. 89).

In den GIEMSA-Präparaten ist im gleichen Stadium das Caryosom hell und heller blau gefärbt; oft schlägt auch die Farbe in violett

um. Auch hier erscheinen die chromosomenähnlichen Bildungen jetzt als rote Stäbchen, welche zunächst als Ring, oft in schiefer Anordnung um das gestreckte Caryosom liegen (Fig. 62, 63, 64 u. 44).

Man hat oft den Eindruck, als strecke sich das Caryosom schief durch den Ring der Stäbchen (Fig. 44 u. 65). Jedenfalls liegen beide exzentrisch zueinander. Gerade in diesem Stadium erscheint im GIEMSA-Präparat das Caryosom sehr oft polygonal umgrenzt (Fig. 62, 63). Indem es immer größer und dabei immer schwächer färbbar wird, bekommt es allmählich eine länglich gestreckte Gestalt (Fig. 65).

Schließlich berührt es mit seiner Längsachse entgegengesetzte Pole der Kernmembran. Dadurch werden die zukünftigen Pole der Spindelachse festgelegt; denn jetzt beginnt, wie aus der Aufeinanderfolge der Stadien wohl geschlossen werden muß, die Spindel sich ganz deutlich durch den Innenraum des Kernes in Tönnchenform auszustrecken (Fig. 44, 45, 46, ferner 89, 101, 103).

Vor allem an Eisenhämatoxylinpräparaten konnte ich nun verschiedene Phasen der Umordnung der chromosomenähnlichen Bildungen verfolgen, welche zur Bildung einer Äquatorialplatte führt. Die Caryosomspindel ist in diesen Stadien sehr blaß gefärbt; dagegen färben sich die chromosomenähnlichen Bildungen ziemlich intensiv. Sie stellen jetzt ganz deutliche Stäbchen dar, welche aber untereinander noch nicht gleiche Länge zu haben scheinen. Noch ist ihre Anordnung im Verhältnis zur Caryosomspindel eine unregelmäßige (Fig. 89). Man erkennt im Präparat, daß einige von ihnen über, andere unter der Caryosomspindel liegen. Sie liegen offenbar auf den Breitseiten der letzteren ausgebreitet, und bei ihrer Kleinheit und der Durchsichtigkeit der Caryosomsubstanz ist es kaum möglich zu entscheiden, welche von ihnen über und welche unter jener liegen. Die Stäbchen genau zu zählen, gelang mir infolge der Kleinheit des Objekts nicht. Ich zählte oder glaubte in frühen Stadien (Fig. 89) 16 Stäbchen, in etwas späteren deren 8 zu zählen. Da diese Zahlen aber nicht zu den in der Äquatorialplatte zählbaren stimmen, wage ich keine sichere Angabe über die Stäbchenzahl (vgl. hierzu die Bemerkungen S. 622).

Indem die Caryosomspindel sich noch weiter streckt und sich die Stäbchen in ihrem Äquator sammeln, wird die Metaphase erreicht.

d) Die Metaphase.

Im Beginn der Metaphase steckt sich der Kern in die Länge und wird oval, dann ellipsoidisch. Die Kernmembran bleibt vollständig erhalten, ja sie ist sogar in diesem Stadium besonders deutlich (Fig. 45—47, 90—92). Sowohl bei der Eisenhämatoxylin-Bordeaux- als auch bei der GIEMSA-Methode tritt sie stark rot gefärbt hervor. An ihrer Außenseite sind besonders bei Bordeauxfärbung einige (3—5) stark gefärbte Körnchen bemerkbar (Fig. 90, 91). Sie machen den Eindruck von Verdickungen der Kernmembran, haben keine regelmäßige Lage und sitzen stets an der Außenseite.

Die Substanz des Caryosoms hat sich nun vollkommen in eine „Spindel“ umgewandelt, welche sich zwischen den beiden Polen des ellipsoiden Kernraumes ausspannt. Diese Spindel ist ausgesprochen tonnenförmig. An den Polen ist sie gerade abgestutzt; oft kann man zwischen dem gerade abgeschnittenen Polende der Spindel und der Kernmembran einen segmentförmigen Zwischenraum wahrnehmen (Fig. 45, 46, 66, 90, 91, 101, 103). Die Spindelfigur ist in diesem Stadium außerordentlich scharf abgegrenzt; trotz der Kleinheit der Kerne erhält man auffallend klare Bilder. Im Anfang scheint stets die Spindel im Äquator verbreitert zu sein; im Umriß ist sie dann von einem ziemlich regelmäßigen Sechseck begrenzt (Fig. 103). Später wird ihr Umriß fast genau rechteckig (Fig. 45 u. 46).

Eine Längsstreifung von Pol zu Pol tritt in den etwas fortgeschrittenen Stadien klar zutage. Im großen und ganzen ist die Spindelsubstanz ziemlich gleichmäßig gefärbt. Es gibt Stadien, in denen auch die Polregionen nicht intensiver gefärbt sind als der Mittelteil der Spindel. Eine Aufspaltung der Spindel in getrennte Spindelfasern oder Stränge habe ich nie beobachtet, wohl aber ist sie deutlich längsgestreift.

Die Abgrenzung der Pole ist geradlinig; niemals fand ich in diesen Stadien Spindeln, deren Polregionen spitz zuliefen. Ebenso wenig wie in den ruhenden Kernen oder wie in irgendeiner Phase der Kernteilung war irgend etwas zu entdecken, was an ein Centriol hätte erinnern können. Die ganze Substanz der Spindel war mit Bordeauxrot einheitlich rot, bei der GIEMSA-Färbung einheitlich blau oder in etwas späteren Stadien violett gefärbt. Nur jene Längsstreifungen der Spindel kamen in schwachen Tonverschiedenheiten

der Färbung zur Geltung und ließen auf verschiedene Dichte der Spindelsubstanz schließen.

Weder bei GIEMSA- noch bei Eisenfärbung waren an den Polen solche Körnchen erkennbar, wie sie bei den tonnenförmigen Spindeln von Metazoon oft vorkommen.

In diesen Stadien finden wir die Stäbchen bereits in einer Äquatorialplatte angeordnet. Diese erstreckt sich offenbar rings um die Spindelsubstanz, obwohl es schwer ist, zu entscheiden, welche der Stäbchen über und welche unter ihr liegen. Dagegen ist an den Rändern der Spindelsubstanz an den randständigen Stäbchen deutlich zu erkennen, daß letztere außen an ersterer anhaften (Fig. 91, 103). Im Äquator pflegt in diesen Stadien die Spindel am breitesten zu sein (Fig. 47, 91, 103).

Die Stäbchen ordnen sich in einer Reihe im Äquator der Spindel so an, daß sie mit ihrer Längsachse derjenigen der Spindel parallel stehen, also je ein Ende je einem Pol zukehren. Fig. 101 u. 102 zeigen ein Übergangsstadium zur regelmäßigen Anordnung der Äquatorialplatte in Fig. 45, 46, 91 u. 103.

Die Zahl der Stäbchen ist auch jetzt nicht mit Sicherheit zu bestimmen; sie scheint größer bei Färbung mit GIEMSA als bei solcher mit Eisenhämatoxylin. Bei GIEMSA-Färbung heben sie sich klar rot auf dem blauen oder blauvioletten Untergrund der Spindel ab. Bei dieser Färbung glaubte ich stets ihrer 8 zählen zu können; doch war die Zählung infolge der Kleinheit der Elemente und einer großen Durchsichtigkeit der Rotfärbung nicht einwandfrei.

Bei der Eisenfärbung sind die Stäbchen stets viel dicker und größer. Auch schienen es ihrer immer weniger als 8 zu sein; meist zählte ich nur 4 oder 5. Dies kann sich dadurch erklären lassen, daß infolge der Undurchsichtigkeit der oberen die an der Unterseite der Spindel gelegenen Stäbchen nicht erkennbar waren. Dazu kommt noch, daß sich das Eisenhämatoxylin offenbar auch auf der Oberfläche der Stäbchen in etwas körneliger Weise niederschlägt. Die Einzelstäbchen erscheinen dadurch viel dicker und länger als bei der GIEMSA-Färbung. Manchmal mögen ihrer zwei oder mehr durch einen Niederschlagsmantel zu einer scheinbaren Einheit zusammengebacken werden. In manchen Präparaten (vgl. Fig. 90, 91, 93, 104 u. 105) sind mit großer Deutlichkeit vier stäbchenförmige Gebilde zu zählen. Wir kommen später auf diese Tatsache zurück (S. 640).

Jedenfalls färben sich in diesem Stadium die „Stäbchen“ von

allen Strukturen des Kernes am dunkelsten. Ich bin geneigt, daraus den Schluß zu ziehen, daß sie den dichtesten Bau haben, während die Spindelsubstanz im gleichen Stadium gegenüber dem Caryosom, aus dem sie hervorgegangen ist, an Färbbarkeit und damit wohl auch an Dichte bedeutend verloren hat.

Die nächsten Veränderungen während der Metaphase betreffen den Spindelkörper. Seine beiden Polregionen beginnen sich in den Präparaten intensiver zu färben. Namentlich in den GIEMSA-Präparaten werden die Pole der Spindel dunkelblau oder dunkelviolet, während die Umgebung der Äquatorialplatte sich aufhellt. Es macht den Eindruck, als häufe sich an den Polen mehr Substanz an, während die Dichte in der Äquatorialregion abnimmt (Fig. 39, 45 u. 46). Auch in den mit Eisenhämatoxylin und Bordeauxrot gefärbten Präparaten ist verstärkte Rotfärbung an den Polen erkennbar. Meist streckt sich in diesem Stadium die Kernmembran mehr in die Länge, der Kernumriß wird länglich oval (Fig. 46, 47, 90, 91).

e) Anaphase.

Nun wird die Teilung der in der Äquatorialplatte versammelten „Stäbchen“ eingeleitet. Sie bleiben mit der Längsachse der Spindelachse parallel und spalten sich quer. Aus jedem Stäbchen entstehen zwei etwa gleich große Stücke, welche allmählich auseinanderweichen; bei der Trennung sind sie oft noch durch Verbindungsstränge im Zusammenhang, welche allmählich ausgezogen werden und schließlich durchreißen. Man hat dabei den Eindruck, als müßten sie aus einer zähflüssigen Substanz bestehen (Fig. 91).

Die so entstandenen Tochterplatten weichen einander parallel auseinander; besonders an den GIEMSA-Präparaten sieht man noch, wenn sie ziemlich sich voneinander entfernt haben, zipfelförmige Fortsätze der Tochterchromosomen gegen den Äquator verlaufen (Fig. 48, 67, 68).

In der gleichen Periode gehen am Spindelkörper bemerkenswerte Veränderungen vor sich. Schon im Anfang der Metaphase kann man bei manchen Spindeln außer den polaren Verdichtungen, als deren Ausdruck ich die Dunkelfärbung der Pole auffasse, Stränge von dunklerer Färbung wahrnehmen, welche sich an den Rändern und in der Mitte der Spindelsubstanz hinziehen (Fig. 66). Diese Stränge sind bei GIEMSA-Färbung dunkelviolet (Fig. 48, 66), bei Eisenhämatoxylin-Bordeaux mit letzterem Farbstoff rot und zwar erheblich dunkler als die umgebende Spindelsubstanz gefärbt. In

der gleichen Zeit nimmt die Region der Pole immer intensiver Farbstoffe auf.

Die Tochterplatten haben sich schon etwas voneinander entfernt, und zwischen ihnen ist die Spindelsubstanz viel heller geworden (Fig. 48, 49, 67, 68, 69). Die Polteile der Spindeln sehen aus wie Kegelstümpfe; noch immer kann man die Abplattung am Pol selbst deutlich erkennen, da sich immer noch mit voller Klarheit die scharf gefärbte Kernmembran über ihm wölbt. Die Polkegelstümpfe färben sich mit GIEMSA stark violett (Fig. 48 u. 49). Die Äquatorregion wird immer heller; man hat den Eindruck, daß die eigentliche Spindelsubstanz sich vollkommen aus ihr zurückzieht, dadurch Masse an die Pole verlagernd und letztere dichter gestaltend (vgl. auch Fig. 67, 68 u. 104).

Die Seitenstreifen (ob optischer Durchschnitt eines Zylindermantels?), welche beide Polkegelstümpfe (Polkappen) noch eine zeitlang miteinander verbinden, reißen früher oder später durch. Manchmal sind sie noch lange nachweisbar (Fig. 49). In anderen Fällen, wie mir scheint, häufiger, reißen sie früh durch, und beide Polkappen werden nur mehr durch den mittlerweile stärker gewordenen und sich stärker färbenden Zentralstrang verbunden (Fig. 68 u. 104).

Auf den Eisenhämatoxylin-Bordeauxpräparaten haben sich die Polkappen vielfach ziemlich stark schwarz gefärbt. Durch die schwärzliche Masse schimmerte aber in manchen Präparaten rot gefärbt der Zentralstrang durch (Fig. 92). Differenziert man solche Präparate weiter, so erhält man sehr eigenartige Bilder. Die Kernmembran ist noch vollkommen erhalten und scharf rot gefärbt. An der Spindel, die nun fast alle schwarze Farbe abgegeben hat, erkennt man eine Sonderung in zwei Teile, eine Art von Zentralspindel und einen Spindelmantel. Der letztere hat noch die typische Doppelkegelform, an seiner Außenseite haften die Stäbchen der Tochterplatten (Fig. 104).

Der Zentralstrang ist aber an beiden Polen zu einer dicken Kugel angeschwollen, welche sich stark gefärbt von der umgebenden Substanz der Spindel abhebt. So entsteht im Innern des Spindel-Doppelkegels ein hantelförmiges Gebilde, welches aussieht wie ein riesig vergrößertes Centriolenpaar mit seiner Centrodese. Im Innern der Polkugeln dieser Hantel sind keinerlei Strukturen, weder bei irgendeiner der Färbungen noch bei fraktionierter Differenzierung, zu erkennen (vgl. Fig. 104 u. 94).

Diese Hantel mit ihrem Zentralstrang muß sich erst im Ver-

lauf der Teilungsvorgänge neu gebildet haben. Denn sie entsteht während der Streckung des Kernes an Stellen, an denen vorher keinerlei Differenzierungen zu erkennen waren.

Auch scheinen die Vorgänge bei der Bildung der Caryosome der Tochterkerne, denn in diese gehen schließlich die Hantelkugeln über, bei den verschiedenen Individuen nicht ganz gleichmäßig zu verlaufen. So sehen wir bei manchen Spindeln, besonders bei GLEMSA-Färbung, die Polkappen haubenförmige Verdickungen darstellen, in denen eine Kugel nicht erkennbar ist. Schließlich bildet sich aber stets eine solche, und man hat den Eindruck, als ob die zähe Masse des Zentralstranges in ihr zusammenflösse (vgl. Fig. 49, 50, 69).

In den folgenden Stadien beginnt sich die ganze Spindelfigur sehr stark zu strecken. Jetzt erst verschwindet die Kernmembran in manchen Präparaten scheinbar. Es ist, als wäre sie aufgeweicht und würde bei der Streckung der Spindel immer zarter ausgezogen. Denn noch in sehr späten Stadien, die schon zur Telophase gehören, sieht man zu beiden Seiten des Zentralstranges feine Streifen in einem gewissen Abstand hinziehen, welche ein sehr fein strukturiertes Gebiet zwischen den beiden Tochterkernanlagen abgrenzen.

Nur durch Vergleichung einer großen Anzahl von Präparaten und durch vorsichtigste Anwendung der Technik gelang es mir, Klarheit über diese Stadien zu gewinnen. Die Kernmembran bleibt offenbar dauernd erhalten, wenn sie auch sehr zart wird. Sie wird bei der Streckung der Spindel zu einem zarten Zylinder ausgezogen, der in seinem Innern den wohl vermehrten Kernsaft des Außenkerns umschließen muß. Der Inhalt dieses Zylinders färbt sich mit Bordeauxrot ganz gleichmäßig (Fig. 94 u. 95). Während der Streckung der Spindel kann man oft noch eine feine Streifung erkennen; es ist schwer zu entscheiden, ob sie die Membran betrifft oder auf in ihrem Innern verlaufende Spindelsubstanz zu beziehen ist (Fig. 50, 93, 105).

Mir scheint letzteres wahrscheinlicher, denn in diesen und den anschließenden Stadien sind die Polkugeln stets noch mindestens durch den Zentralstrang verbunden. Es mag sein, daß zu ihm gelegentlich noch weitere Stränge der Spindelsubstanz hinzukommen. Sowohl mit GLEMSA als mit Bordeauxrot gefärbt, zeigt die langgestreckte zylindrische Spindel in diesem Stadium eine deutliche Begrenzung (Fig. 35, 50, 94 u. 95). Aber nur bei der letzteren Technik

glaubt man die Reste der Membran zu erkennen, während in allen GIEMSA-Präparaten der Rand sehr zart gefärbt war (vgl. Fig. 50).

Innerhalb des Membranzylinders, wie ich diese eigenartige Bildung nennen will, erkennt man, abgesehen vom Zentralstrang und den etwaigen anderen Spindelresten, nur eine ganz homogene Substanz. Sie unterscheidet sich im konservierten Präparat erheblich durch ihre gleichmäßige Substanz von dem umgebenden granulierten Protoplasma, wenn auch stets der Kern in allen Teilungsstadien von einem sehr fein granulierten Hof umgeben ist.

Der Zentralstrang ist in diesen späten Stadien der Kernteilung, welche wir schon der Telophase zurechnen müssen, immer noch zu erkennen. Aber er verliert seine gerade, stabähnliche Gestalt. Er liegt in Krümmungen innerhalb des geradlinig begrenzten Membranzylinders (Fig. 95). Man hat den Eindruck, als werde seine weitere Längsstreckung durch die langsamere Streckung des Membranzylinders behindert (Fig. 95). Er färbt sich immer blasser, scheint also eine weniger dichte Beschaffenheit anzunehmen. Ich bin geneigt, dies als Anzeichen seiner Verflüssigung zu betrachten (vgl. Fig. 95). In den anschließenden Stadien ist er nicht mehr nachweisbar. Allerdings ist in den Endstadien der Teilung ein Zentralstrang wieder sehr deutlich. Dieser hat aber, wie wir gleich sehen werden, einen ganz anderen Ursprung. Ich vermute daher, daß der Zentralstrang in der Mitte durchreißt und daß je eines der Enden in die Polkugel eingezogen wird; die Polkugeln liefern die Caryosome der Tochterkerne.

Während die Teilungsfigur des Kernes die zuletzt beschriebenen Veränderungen erfährt, vom Beginn der Streckung des Membranzylinders an, lassen sich die ersten Anzeichen der Protoplasmatheilung erkennen. Schon vom Anfang der Spindelbildung an war der vorher kreisförmige Umriss des Körpers oval, dann immer länger gestreckt elliptisch geworden. In dem Stadium der Längsstreckung des Membranzylinders beginnt in einer Zone, welche dessen Äquator entspricht, eine Furche den Plasmaleib zu durchschnüren; sie schneidet vor allem von den Seiten her ein (Fig. 50, 94). Zur gleichen Zeit kann man in jeder der Hälften eine gesonderte kontraktile Vacuole erkennen. Sie ist im Leben an den entsprechend geformten Stadien nachweisbar und an den konservierten Präparaten fast stets deutlich erhalten (Fig. 95—99).

f) Telophase.

Anaphase und Telophase gehen ganz allmählich ineinander über, indem neue Kernmembranen an den Tochterkernen sich zu bilden beginnen, nachdem diejenige des Mutterkernes noch nicht verschwunden ist.

Wenn der Zentralstrang und mit ihm der Membranzylinder sich stark in die Länge zieht, werden die Tochterplatten schnell voneinander weit entfernt. Der Zentralstrang wächst dabei auf die 12—15fache Länge des Durchmessers des ruhenden Kernes heran. Die sich rekonstruierenden Tochterkerne liegen daher in weit voneinander entfernten Protoplasmapartien.

Sobald die Tochterplatten sich weiter voneinander entfernen, kann man in ihnen die einzelnen Stäbchen kaum oder gar nicht mehr unterscheiden. Anfangs sind sie wenigstens in den GIEMSA-Präparaten noch andeutungsweise zu erkennen (Fig. 50 u. 69). In den Eisenhämatoxylinpräparaten stellen sie sich aber jetzt schon als ein einheitliches, etwa wurstförmiges, dunkel gefärbtes Gebilde dar. Zunächst bleibt dieser Klumpen der stärkst färbbare Bestandteil der Kerne (Fig. 94 u. 95).

Die Substanz der Polkugel breitet sich in diesen Stadien auch oft strangförmig aus; man sieht dann an den Polen der Teilungsfigur zwei strangförmige Gebilde, jenen der durch die Verschmelzung der Stäbchen, und den, welcher aus der Polkugel und den eingezogenen Teilen des Zentralstranges entstanden ist. Der letztere kann oft das Aussehen einer Polplatte haben (Fig. 35, 50, 70).

Wir werden sogleich sehen, wie diese beiden Gebilde in dem neu sich bildenden und mit einer Membran sich umgebenden Tochterkern anordnen. Zunächst wollen wir aber das Schicksal des Zentralstranges und des Membranzylinders verfolgen.

Anfangs suchte ich nach Bildern, welche an schon beschriebene Formen sich anschließen ließen, etwa an die Telophasestadien von *Trypanosoma*, *Vahlkampfia* oder *Bodo*, bei denen nur der Zentralstrang schließlich beide Tochterkerne verbindet, um endlich in der Mitte durchzureißen; dann müßte man an beiden Tochterkernen zipfelförmige Fortsätze am Caryosom bemerken, die allmählich eingezogen würden. Ich konnte nun an meinen Präparaten niemals entsprechende Bilder auffinden. Vielmehr waren die schon von einer vollständigen Membran umschlossenen Tochterkerne noch durch eine dem Zentralstrang ähnliche Bildung verbunden.

Diese Bildung war aber nicht immer mit den Caryosomen der sich bildenden Tochterkerne verbunden. Man sah sie oft ganz oder fast ganz losgelöst von den Kernen im Plasma liegen (Fig. 71, 72, 73, 97, 99).

Erst das Studium zahlreicher Präparate klärte mich über die Vorgänge auf, welche zu den sehr eigenartigen Bildern führen. Die Ursache der Abweichungen von den Bildern v. WASIELEWSKI's u. KÜHN's, mit deren Schilderung sonst vollkommene prinzipielle Übereinstimmung festzustellen ist, liegt in dem dauernden Bestehen der Kernmembran des Mutterkernes bis zum vollständigen Abschluß der Teilung.

Während nämlich die Zipfel des Zentralstranges in die Tochtercaryosome eingezogen werden, beginnt der Membranzylinder zu schrumpfen. Er beginnt in der Mitte zuerst zusammenzuschnurren und nimmt dabei eine langgestreckte Sanduhrform an. Dabei wird er zunächst besonders in seiner Randschicht stärker färbbar (Fig. 96 u. 51). Es ist wohl anzunehmen, daß ein Teil der Innenflüssigkeit aus dem Membranzylinder eine besondere Verwendung gefunden hat. Möglicherweise liefert sie den Kernsaft der gerade zu der Zeit, wenn der Membranzylinder schrumpft, bläschenförmig werden den Tochterkerne.

Wo der Membranzylinder am stärksten geschrumpft ist, also in der Mitte, färbt er sich am stärksten, was mir für die Verdichtung der Substanz in dieser Region zu sprechen scheint. Das gleiche gilt für Längsfalten, die bei der Schrumpfung im Membranzylinder auftreten.

In diesem Stadium kann die Verbindung der Polkugeln mit dem Membranzylinder mehr oder weniger deutlich erscheinen. Besonders auf GIEMSA-Präparaten hat man vielfach den Eindruck, als verbände ein einheitlicher Strang die beiden Polkugeln (vgl. z. B. Fig. 52, 53, 54, 55). Dies hat offenbar seinen Grund darin, daß oft noch Fortsätze der Polkugeln, Reste des in der Mitte durchgerissenen Zentralstranges, in den Membranzylinder hineinragen. Schließlich besteht aber der die beiden Kerne verbindende Strang nur mehr aus dem Membranzylinder, die Zentralstrangreste sind in die Polkugeln eingezogen. Auf manchen Präparaten kann man schon auf etwas früheren Stadien erkennen, daß die Enden des Zentralstranges schon vollkommen eingezogen sind, ehe der Membranzylinder vollkommen zusammenschrumpft (Fig. 51 u. 96).

Die Tochterkerne bilden in diesen Stadien je eine deutliche

Membran aus; zunächst entsteht an beiden Polen um die Polkugeln und die ihnen angeschmiegte, aus der Substanz der Stäbchen entstandene wurstförmige Masse eine Flüssigkeitsvacuole (Fig. 51, 52, 53—55, 71, 97). An deren Rand treten feine, färbbare Körnchen auf, welche zur neuen Kernmembran verschmelzen. Nun erscheinen beide Tochterkerne wohl abgegrenzt, und in ihrem Inneren beginnen die Substanzen wieder die für den Ruhekern charakteristische Lagerung anzunehmen. Die Polkugel oder Polplatte verdichtet sich und wird zum Caryosom des Tochterkernes. Dabei durchläuft sie ein Stadium, in welchem sie polygonal gestaltet ist (Fig. 56 u. 57). Schließlich liegt das Caryosom abgekugelt in der Mitte des Kernraumes, und um es herum ordnet sich die Außenkernmasse an.

Die aus den Stäbchen hervorgegangene einheitliche, strangförmige Masse liegt zunächst als nicht vollkommen geschlossener Ring um das Caryosom herum (Fig. 52—55, 71, 94—99). Früher oder später erkennt man in ihr eine Zusammensetzung aus einzelnen Körnern und Kugeln (Fig. 51, 72, 96, 97). Das kann schon auf relativ frühen Stadien eintreten (Fig. 51), ist aber manchmal sogar nach vollkommenem Abschluß der Körperteilung noch nicht deutlich sichtbar (Fig. 56).

Die stark färbbaren Körner verteilen sich im Kernraum, und es tritt ein Stadium ein, welches sehr an das erste beschriebene Stadium der Prophase erinnert; ein Kranz von stark färbbaren Kugeln umgibt das Caryosom (Fig. 58). In dieser Phase rundet sich die Kernmembran ab, und wenn eine längere Kernruhe eintritt, so beginnt sich die stark färbbare Substanz, welche nun wieder mit GIEMSA sowohl als mit Bordeaux klar rot gefärbt ist, sich aufzulockern und in feinkörniger Verteilung am Kernrand und im Innenraum des Außenkernes sich zu lagern. Es wird dann auch wieder ein Kerngerüst sichtbar. Es ist dessen achromatische Substanz wohl während des ganzen Teilungsvorgangs erhalten geblieben und war im Membranzylinder enthalten. Jetzt erst wird sie aber wieder soweit dichter, daß sie bemerkbar wird. Das Caryosom färbt sich wieder mit GIEMSA blau, mit Eisenhämatoxylin einheitlich schwarz.

Bei den Kulturformen kommt es häufig nicht zu einer feinen Verteilung der Chromosomensubstanz im Außenkern, sondern sie bleibt im Stadium der Körner und Kugeln in der Mitte zwischen Caryosom und Kernmembran liegen, bis der Kern nach kurzer Zeit in die neue Prophase eintritt. Es kommt also bei ihnen in der Regel nicht zur vollen Ausbildung des Ruhekernes, wenn solche

auch gelegentlich bei ihnen gefunden werden. Bei den schalen-tragenden Ausgangsformen, welche stets eine längere Wachstumsperiode durchmachen, verharzt während ihrer Dauer der Kern im typischen Ruhestadium.

Wenn die Tochterkerne schon annähernd oder vollständig rekonstruiert sind, können sie noch durch einen eigenartigen Strang verbunden sein, welcher den Rest des Membranzylinders darstellt. Dieser wurde nach der Einziehung der Polkugelfortsätze immer mehr eingeschnürt. Noch konnte man zunächst seine dichte Außenwand von dem Innenraum deutlich unterscheiden (Fig. 51, 96). Dann aber klappt er in der Mitte zunächst ganz zusammen (Fig. 72, 97). An den Enden kann man manchmal noch die Außenwand erkennen; man sieht dann an den Kern je ein kegelförmiges Gebilde angrenzen (Fig. 71, 72, 97), während die Mitte des Stranges einheitlich, stab-ähnlich aussieht und sich sehr stark färbt (Fig. 71, 73, 98, 99). Schließlich ist der ganze Strang eine einheitliche Masse, die nur an den Enden etwas angeschwollen ist (Fig. 71, 73, 98, 99). Dieser Strang ragt nicht in die Kerne hinein, sondern endet meist unmittelbar neben der Kernmembran der Tochterkerne, oft deutlich durch einen kleinen Zwischenraum von ihr getrennt (Fig. 71—73, 99).

Die Substanz des Stranges wird denn auch nicht in die Tochterkerne einbezogen, sondern unterliegt im Protoplasma einem Auflösungsprozeß, welcher der Trennung der beiden Tochtertiere vorausgeht. Um den Strang erkennt man zunächst eine Art von Hofbildung (Fig. 71, 98, 99). Dann löst sich der Strang auf (Fig. 57 u. 100); noch ist zwischen beiden Kernen eine schwache Spur von ihm in Gestalt einer von zwei parallelen Grenzen eingeschlossenen Bahn zu erkennen, schließlich ist auch diese verschwunden (Fig. 57).

8. Allgemeines über die Teilung von *Pyxidicula*.

a) Das zellmechanische Problem der Änderung der Teilungsrichtung.

Ich bin so sehr von der Richtigkeit meiner Beobachtungen über die Umwandlung der schalentragenden *Pyxidicula* in eine schalenlose, amöbenähnliche Kulturform überzeugt, daß ich mir über die Bedeutung des Wechsels der Teilungsrichtung bei beiden Formen Gedanken gemacht habe.

Wir sahen, daß die normale Teilung des schalentragenden Tieres

eine Querteilung ist, während die Kulturform sich längs teilt. Eine der meinigen durchaus ähnliche Beobachtung rührt von SCHAUDINN her. Dieser Autor beschrieb 1896 unter dem Namen *Leydenia gemmipara* SCH. einen amöbenähnlichen Organismus aus der Ascitesflüssigkeit eines krebserkrankten Menschen. Damals war er geneigt, in diesem Organismus den Erreger der Krebskrankheit anzunehmen; später kam er vollkommen von dieser Annahme zurück und gab 1903 an, daß die *Leydenia* in Wirklichkeit nur ein Stadium der kleinen Thecamöbe *Chlamydothrys stercorea* CIENK. sei. Er nahm an, daß die Dauercysten dieser Art, um zur normalen Entwicklung in den Fäces zu gelangen, den Darm eines Wirbeltieres passieren müßten. Normalerweise kämen sie nur in den abgelegten Fäces zur Entwicklung. Bei pathologisch veränderten Zuständen des Dickdarmes, bei alkalischer Reaktion des Darminhaltes, komme es zu einer atypischen Entwicklung der *Chlamydothrys* zu einer schalenlosen „Amöbe“, welche sich insensiv durch Teilung und Knospung vermehre. Das sei die ehemals von ihm beschriebene *Leydenia*.

Wenn ich auch den übrigen Angaben, welche SCHAUDINN in der gleichen Arbeit macht, mit starken Zweifeln gegenüberstehe, so halte ich nach meinen eigenen Erfahrungen durchaus für möglich, daß in organischen Nährflüssigkeiten eine schalenlose Form, wie sie SCHAUDINN beschrieb, entsteht. SCHAUDINN hat leider niemals eine genaue, hinreichend durch Abbildungen erläuterte Darstellung seiner Befunde veröffentlicht. Aus seinen wenigen Abbildungen geht aber hervor, daß bei seiner Form die nämliche Änderung der Teilungsrichtung sich eingestellt haben muß, wie ich sie für *Pyxidicula* beschrieben habe. Doch hat er diese auffällige Tatsache nicht besonders erwähnt.

Sonst gibt es keine ähnlichen Beobachtungen, welche hier zum Vergleich angeführt werden könnten. Immerhin kann darauf hingewiesen werden, daß bei den schalentragenden Rhizopoden des Süßwassers zwei verschiedene Teilungsformen bekannt sind. So habe ich 1907 darauf hingewiesen, daß, während für die meisten Thecamöbinnen als Teilungstypus die Querteilung beschrieben wird, wie ich sie oben für *Pyxidicula* geschildert habe, bei einigen Formen, wie *Pseudodiffugia* und *Cochliopodium*, zu denen nach meinen neueren Erfahrungen noch manche andere kommen, Längsteilung die normale Teilungsform ist.

Ich fügte damals meinen Beobachtungen die Bemerkung hinzu, daß ich die Querteilung bei *Diffugia*, *Arcella*, *Centropyxis*, *Euglypha*

usw. für eine Anpassung an die durch das Vorhandensein einer starren Schale geschaffenen Bedingungen halte. Das erfordert eine etwas eingehendere Begründung.

Bei den Metazoen haben wir Anhaltspunkte für die Bedingtheit der Teilungsrichtung der Zellen durch gewisse Gesetzmäßigkeiten. Als HERTWIG'sche Regeln hat man folgende regelmäßige Erscheinungen zusammengefaßt: 1. „Der Kern sucht stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen“ und 2. „Die Achse der Kernspindel stellt sich in der Richtung des größten Durchmessers der bei der Zellteilung tätigen Protoplasmanasse ein.“

Wenn wir annehmen, daß diese Regeln ein Ausdruck physikalischer Gesetzmäßigkeiten sind, so müssen wir sie auch bei den Protozoen für wirksam halten. Mir scheint, daß eine genauere Untersuchung der Teilungserscheinungen bei den Protozoen sogar geeignet ist, uns tiefere Einblicke in die diesen Regeln zugrunde liegenden Gesetzmäßigkeiten zu gewähren.

Bei den an Furchungsstadien von Metazoeneiern durchgeführten Versuchen, die Teilung durch Druckwirkung zu beeinflussen, zeigte sich, daß die Teilungsspindeln der Kerne sich parallel zur Pressungsebene einstellten. Es ist aus diesen Beobachtungen und aus den normalen Spindeleinstellungen wohl mit Recht geschlossen worden, daß die Spindel sich in die „Richtung des kleinsten Widerstandes“ einstellt. Dieser von PFLÜGER und DRIESCH vertretenen Anschauung haben BORN und ZIEGLER entgegeng gehalten, daß ein auf eine Zelle wirkender Druck sich bei der flüssigen Beschaffenheit des Protoplasmas nach allen Seiten gleichmäßig fortpflanzen müsse. Diesen Einwand haben die meisten Autoren gelten lassen, so z. B. KORSCHULT u. HEIDER in ihrem Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Und doch ist er nicht stichhaltig; er berücksichtigt zu wenig den kolloidalen Zustand des Plasmas.

Das Protoplasma ist keine homogene Flüssigkeit, sondern eine Emulsion von Bestandteilen von sehr verschiedener Dichte. In einer Zelle können die Plasmabestandteile eine sehr ungleichmäßige Anordnung aufweisen, so daß manche Regionen aus dichterem, andere aus flüssigerer Substanz bestehen.

Je nach dem Betrag der inneren Reibung wird die wachsende Kernspindel in den verschiedenen Regionen des Protoplasmas einen verschiedenen Widerstand finden. Dazu kommt noch, daß höchstwahrscheinlich feste Strukturen im Protoplasma als Phasen der kolloidalen Substanz eine größere Rolle spielen, als man bisher annahm.

Die Beobachtungen an sich teilenden Zellen zeigen uns stets den Kern in der flüssigsten Region seines Protoplasmas. Man könnte demnach die zweite HERTWIG'sche Regel direkt so formulieren: die Achse der Kernspindel stellt sich bei der Teilung in der Richtung des größten Durchmessers der den Kern umschließenden Ansammlung von leichtflüssigem Protoplasma ein.

Flüssiges Protoplasma pflegt innerhalb von Zellkörpern nicht unmittelbar an Schichten festen oder erheblich viscoseren Plasmas anzustoßen. Es pflegt vielmehr in solches überzugehen. Das ist z. B. der Fall bei Annäherung an Grenzmembranen, Hüllschichten usw. Zwischen den Bestandteilen einer Emulsion, wie sie das Protoplasma darstellt, müssen Oberflächenspannungen herrschen, welche die Viscosität bedingen und einen Widerstand gegen Druck zu leisten vermögen. Innerhalb eines bestimmt angeordneten Protoplasma-gebietes müssen diese Spannungsenergien durch ihre gegenseitige Beeinflussung und infolge der Wirkung der Umgebung (deren Form und Härte) ein Kraftfeld bilden. In diesem ist die Lage des ruhenden Kernes bestimmt; gehen am Kern Änderungen des Volumens, der Form, der Oberflächenspannung vor sich, so wird sich seine Einstellung im Kraftfeld ändern.

Der geringste Widerstand für die wachsende Kernspindel wird sich da finden, wo die geringste innere Reibung im Protoplasma herrscht, also wo es am flüssigsten ist. Benachbarte Grenzflächen werden dabei immer einen Einfluß ausüben, indem die zunehmende Verfestigung in der Nähe von solchen die wachsende Spindel von ihnen fernhalten wird.

Druck wird also insofern indirekt auf die Einstellung der Spindel wirken, als er eine Umordnung der Bestandteile des Protoplasmas verursacht und dadurch die Orte größten und geringsten Widerstandes gegen die Wachstumsrichtungen der Kernspindel verlagert. Damit ist der Weg zu einer weiteren Analyse des Problems gegeben, welches Roux folgendermaßen formuliert hatte: „Die Kernspindel der Furchungszellen stellt sich in die resp. in eine Richtung festesten Gleichgewichtes der traktiven Einzelwirkungen der Protoplasamasse. Diese Richtung entspricht überwiegend häufig annähernd oder ganz der größten durch den Mittelpunkt der Protoplasamasse gehenden Dimension.“

Setzen wir in diesen Satz statt der letzten Worte: der Achse der größten Ausdehnung der „flüssigen“ Protoplasamasse, so können wir wohl das Wort „annähernd“ weglassen.

Bei den Kulturformen von *Pyxidicula* kommt nun zunächst in Betracht, daß ihr Protoplasmaleib in der Oberflächenschicht des Kulturwassers parallel zur Oberfläche durch deren Spannung flach ausgebreitet wird. Der Anblick der Präparate zeigt ohne weiteres, daß dies eine starke Wirkung auf die Anordnung der Protoplasmabestandteile ausübt. Der Kern selbst ist von einem feinkörnigen Protoplasma umgeben, um dieses herum ist eine Zone dichteren Plasmas mit vielen Einschlüssen; die Randzone ist offenbar auch dicht, zähflüssig und schließt die Vacuolen ein. Ehe noch am Kern die geringste Andeutung einer Längsstreckung erkennbar ist, ist der Umriß des Plasmaleibes schon oval geworden, und auch der feingranulierte Hof, der den Kern umgibt, hat sich in die Länge gestreckt. Nicht immer entspricht die Längsachse dieser Plasmazone derjenigen des ganzen Tieres. Oft ist die Lage der kontraktilen Vacuole bestimmend für die Winkelabweichung der Achse des Plasmahofes von der Längsachse des Plasmakörpers (vgl. Fig. 47, 90). Noch mehr wirken die kontraktilen Vacuolen im gleichen Sinne ein, wenn sie sich verdoppelt haben und an beiden Enden des Plasmakörpers liegen (Fig. 49, 50, 93, 94 und besonders 95). Dann sieht man sehr oft entsprechend der Längsachse des Plasmahofes die Kernspindel sich im Winkel zur Längsachse des ganzen Tieres einstellen (vgl. die eben zitierten Figuren). Dazu kommt noch der fehlende Widerstand der Schale bei den Kulturformen.

Bei den Thecamöbinen ist nun in der Regel bei den hartschaligen Formen die längste Achse leichtflüssigen Protoplasmas bei der Teilung diejenige, welche der Pol-Mündungsachse der Schale entspricht. Reservesubstanzen und Nahrungskörper pflegen um das leichtflüssige Plasma in bestimmter Weise angeordnet zu sein. Nicht selten kann man bei solchen Formen zuerst eine schiefe oder gar quere Einstellung der sich bildenden Spindel wahrnehmen. Sobald aber mit dem Austritt eines Teiles der Protoplasma-masse aus der Schalenmündung die Teilungsgestalt des Tieres angenommen wird, stellt sich die Spindel in den längsten Durchmesser ein. Der Widerstand der Schale bewirkt also bei diesen Formen zunächst vor der Teilung eine bestimmte Anordnung und äußere Gestalt des Protoplasmas; dieser entsprechend stellt sich dann die Spindelachse ein.

Bei den weichschaligen Thecamöbinen jedoch, wie *Pseudodiffugia*, *Cochliopodium*, *Phryganella* u. a., bietet die Schale keinen Widerstand gegen den Druck des vor der wachsenden Spindel ausweichenden Protoplasmas. Sie gibt nach, buchtet sich aus und wird bei der

Teilung mit dem Plasmakörper durchgeschnürt. Hier sehen wir vor der Teilung das flüssige Protoplasma entsprechend der Schwerkraft hauptsächlich parallel der Unterlage ausgebreitet. Dem folgt auch die Spindel bei der Einstellung ihrer Achse.

Wenn *Pyxidicula* im Verlauf des Experiments aus einer hartschaligen in eine weichschalige Thecamöbine umgewandelt wird, paßt sich ihre Teilungsweise den physikalischen Bedingungen an, sie wird aus einer sich querteilenden zu einer sich längsteilenden Form. Die Vorbedingung hierzu ist die Einstellung der Teilungsspindel im ersteren Falle in die Längsachse, im zweiten Fall in die Querachse des Tieres. Diese Einstellung erscheint in offenkundigster Weise durch die Anordnung der Region flüssigsten Protoplasmas im Tierleib bedingt.

So sehen wir denn die Teilungsrichtung der Thecamöbinnen deutlich durch mechanische Faktoren bedingt, deren Abänderung auch die Teilungsrichtung verändert. Nur unter Berücksichtigung dieser Abhängigkeit dürfen wir die Teilungsrichtung als Merkmal für die Beurteilung verwandtschaftlicher Beziehungen von Rhizopoden heranziehen.

Was aber für Rhizopoden gilt, muß mutatis mutandis auch für andere Protozoen gelten. Sicher ist die Längsteilung der Mastigophoren ein wichtiges systematisches Merkmal, wie das viele Autoren immer angenommen haben, so BÜTSCHLI, KLEBS, SENN u. A. Aber auch dort müssen wir die Teilungsrichtung uns durch mechanische Faktoren bedingt vorstellen. Bei Ausnahmen in der Teilungsrichtung sollte man daher immer zunächst diese abgeänderten Bedingungen festzustellen suchen, ehe man weitgehende Folgerungen über die systematische Stellung der betreffenden Formen zieht.

Ich muß mir eine Erörterung der vielfältigen Fragen, welche das Problem der Teilungsrichtung bei Mastigophoren und Ciliaten mit sich bringt, für eine andere Gelegenheit ersparen, welche sich im Zusammenhang mit Untersuchungen an diesen Protozoengruppen ergeben wird.

b) Der Teilungstypus des Kernes von *Pyxidicula operculata*.

In den letzten Jahren sind viele Versuche gemacht worden, den Kernbau und die Kernteilung bei den Protozoen unter einheitlichen Gesichtspunkten zu betrachten. Auf die meisten in dieser Weise entstandenen Systeme der Kernkonstitution und -teilung der Pro-

tisten brauche ich hier nicht einzugehen, da sie durch v. WASIELEWSKI u. KÜHN 1914 eine eingehende, sachgemäße Kritik erfahren haben, der ich mich vollkommen anschließe. In der vorliegenden Arbeit habe ich dieselbe vorsichtige Technik angewandt, welche diese Autoren bei ihrer Untersuchung von *Vahlkampfia*-Arten zu so klaren und bedeutungsvollen Ergebnissen geführt hat. Ihren Schlußfolgerungen und theoretischen Anschauungen kann ich mich um so rückhaltsloser anschließen, als sie prinzipiell mit Gedankengängen harmonieren, welche ich seit Jahren verfolge und denen ich in den letzten Auflagen meines Lehrbuches der Protozoenkunde deutlichen Ausdruck gegeben habe. Meine Kritik der vor allem von HARTMANN und seiner Schule vertretenen Anschauungen über den Bau der Protistenkerne konnte nicht mit aller nötigen Schärfe vertreten werden, ehe nicht durch besondere Untersuchungen die Unhaltbarkeit jener Vorstellungen am Objekt nachgewiesen war. Die Arbeit v. WASIELEWSKI'S u. KÜHN'S, welche ohne jeden Zusammenhang mit mir entstanden war, brachte zum erstenmal das Tatsachenmaterial für eine neue Auffassung des Kernbaues der niederen Protisten und zur Widerlegung der bisherigen, irrtümlichen Anschauungen.

Seither habe ich endlich die Zeit gefunden, meine eigenen Untersuchungen, welche der Anlaß zu meiner kritischen Haltung waren, zum Abschluß zu bringen. In der vorliegenden Arbeit ist ein Teil jener Beobachtungen enthalten, welche sich ganz besonders eindeutig jenen von v. WASIELEWSKI u. KÜHN anschließen.

Der Kernbau und die Kernteilung von *Pyxidicula* lehren uns Tatsachen kennen, welche die Anschauungen der beiden genannten Autoren in wesentlichen Punkten bestätigen und ergänzen.

Aus ihrer Arbeit ging hervor, daß der Kern von *Vahlkampfia* aus einem Außenkern besteht, welcher das gesamte „Chromatin“ resp. die gesamte Chromosomensubstanz enthält. Der zentrale kuglige Binnenkörper ist chromatinfrei. Ein echtes Centriol konnte in ihm nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden. Aber in seiner Gesamtheit wirkt er als Teilungsapparat des Kernes, indem er sich polarisiert, streckt, Spindel und Polkappen bildet und aus ihnen nach Abschluß der Teilung die Tochterbinnenkörper hervorgehen läßt, ohne daß eine Vermischung mit Substanzen des Außenkernes erfolgt wäre. Aus dem „Chromatin“ des Außenkernes bilden sich chromosomenähnliche Bildungen, welche zu einer Äquatorialplatte zusammenrücken, sich individuell teilen, als Tochterplatten zu den Polen

rücken und bei der Neubildung der Tochterkerne den wesentlichen Bestandteil des Außenkernes, dessen „Chromatin“, liefern.

In allen diesen Punkten verhält sich nun mein Objekt, *Pyxidicula operculata*, ganz entsprechend. In einigen Punkten lassen sich Abweichungen feststellen, welche wichtige Ergänzungen zu den bei *Vahlkampfia* nachgewiesenen Tatsachen erlauben. Diese Ergänzungen beruhen fast alle darauf, daß bei meinem Objekt gewisse Veränderungen während der Kernteilung trotz der Kleinheit der Dimensionen deutlicher erkennbar waren als bei *Vahlkampfia*. Das war bedingt:

1. durch die deutliche, relativ dicke Kernmembran, welche nur in späten Stadien der Anaphase für kurze Zeit undeutlich wird, aber offenbar nie verschwindet. Sie grenzt den Kern in allen wichtigen Stadien vom umgebenden Plasma so vollkommen ab, daß wir den Anteil von Plasmabestandteilen, die nicht etwa in flüssigem Zustand durch die Membran diffundieren, am Aufbau der Spindel vollkommen ausschließen können.

2. ist eine sehr deutliche Prophase der Kernteilung unterscheidbar, während deren die Chromatinstäbchen („Chromosomen“) sich bilden. Die Stäbchen sind in unregelmäßiger Anordnung schon vor ihrer Zusammendrängung in der Äquatorialplatte erkennbar. Sie bilden sich aus Substanzen des Außenkernes; denn sie sind vorhanden, ehe das Caryosom wesentliche Veränderungen erkennen läßt. Sie scheinen aus feinen Körnchen zu entstehen, welche im Ruhekern vor allem in den äußeren Lagen seiner Außenschicht gelagert sind. Im Ruhekern scheinen diese Körnchen in einer achromatischen Grundsubstanz suspendiert zu sein, welche wahrscheinlich im lebenden Kern flüssig ist und welche bei der Spindelbildung nicht mehr hervortritt, wenn wir auch annehmen müssen, daß der Zwischenraum zwischen Membran und Spindel stets mit Flüssigkeit erfüllt ist.

3. zeigt weder der ruhende noch der sich teilende Kern eine Spur eines Centriols. Bei den Färbungsmethoden, welche ich benutzte, und bei der Sorgfalt, mit der ich sie anwandte, hätte ein Centriol sichtbar werden müssen, wenn ein Gebilde, wie es üblicherweise mit dem Namen „Centriol“ bezeichnet wird, überhaupt vorhanden gewesen wäre. Schon die Form der Spindel mit ihren breit abgeschnittenen Polen, die mit aller Deutlichkeit innerhalb der wohl erhaltenen Kernmembran sichtbar sind, schließt die Mitwirkung eines Centriols im üblichen Sinn, welches als Teilungsorganell wirkt,

vollkommen aus. Die Spindelpole sind in keiner Phase der Teilung nach einem Punkt zentriert.

Dagegen treten bei der Spindelbildung Bilder zutage, welche es erklärlich machen, wie in ähnlichen Kernteilungsvorgängen bei Anwendung roher und unkritischer Färbungsmethoden und unter dem Einfluß vorgefaßter theoretischer Meinungen Centriole gefunden und beschrieben werden können.

Der Zentralstrang der Spindel kann leicht als jene Verbindung zwischen zwei Centriolen aufgefaßt werden, welche von verschiedenen Autoren als Centrodosome bezeichnet wird. Nur fehlen die Centriolen an ihren beiden Enden. Wir sahen oben, daß ähnliche verdichtete Stränge in den Spindeln in deren Mitte und an den Rändern auftreten können. Wir haben auch erörtert, daß das Verhalten der verschiedenen Substanzen im Kern zu den Färbemitteln uns zu der Annahme berechtigt, daß jene ihre Dichte ändern und daß diejenigen sich am dunkelsten färben, welche gerade in einem Zustande relativ großer Dichte sich befinden.

Wenn die Kernmembran sehr dünn wird und damit eine Möglichkeit zu anderer Flüssigkeitsverteilung in der Umgebung des Kernes gegeben ist, tritt die stärkste Streckung der Spindel ein, welche man auf einen Quellungsvorgang zurückführen könnte. In diesem Stadium verliert die ganze Substanz der Spindel an Färbbarkeit und somit wohl an Dichte. Doch alsbald tritt der Zentralstrang als neue Verdichtung auf, welche mit den polaren Verdichtungen der Spindel zusammenhängt. An den Polen fließt nun die Spindelsubstanz wieder zusammen, und kuglige Anschwellungen deuten uns die Neuanlagen der Tochtercaryosome an (Fig. 94 u. 95).

Wie leicht kann man in die Versuchung kommen, jene Anschwellungen für Centriole, den sie verbindenden Zentralstrang als Centrodosome aufzufassen. Eine solche Auffassung würde aber gar nicht mit den Entstehungsstufen rechnen, welche uns eine sorgfältige Aneinanderreihung der Teilungsbilder nach Größe, Form und anderen Kennzeichen festzustellen erlaubt.

Das Centriol ist ja nach all jenen Forschern, welche mit diesem Begriff bei den Protozoen als der Bezeichnung des wichtigen Teilungsorganells des Kernes arbeiten, ein Dauerorgan des letzteren. Hier bei meinem Objekt vermissen wir zunächst eine derartige Bildung vollkommen, sehen aber im Verlauf der Teilung jene polaren Kugeln und ihre Verbindung entstehen, welche man allenfalls mit den Centriolen und ihrer Centrodosome vergleichen könnte. Wie viel näher

liegt da die Auslegung der Bildung als Ausdruck einer Verlagerung und Dichteänderung der Substanzen. Die Form ist hier ein Ausdruck der Lebenserscheinungen, nicht die mystische Grundlage irgendwelcher nicht näher zu definierender Kräfte.

Ein bemerkenswerter Unterschied der Spindeln von *Pyxidicula* von jenen der *Vahlkampfia bistadialis* ist der Mangel jener zweiten subpolaren Anschwellung des Zentralstranges, welche für letztere Art so charakteristisch ist und welche offenbar manche Untersucher zu Verwechslungen mit Tochterplatten verführt hat. Ihr sehr ähnlich ist ja bei meinem Objekt die polare Anschwellung des geschrumpften Membranzylinders. Doch scheint bei dem Objekt v. WASIELEWSKI'S u. KÜHN'S eine Beteiligung des Außenkernes und einer etwaigen Membran an diesen Bildungen vollkommen ausgeschlossen. Immerhin scheint mir dies nicht für alle ähnlichen, bisher beschriebenen Teilungstypen sicher zu sein.

Ähnlich wie v. WASIELEWSKI u. KÜHN konnte ich während der Kernteilung eine sehr verschieden große Färbbarkeit der einzelnen Kernbestandteile beobachten. Ich habe bei der speziellen Schilderung immer wieder darauf hingewiesen und wie jene Autoren aus den Erscheinungen auf eine wechselnde Dichte des gleichen morphologischen Bestandteils während der einzelnen Teilungsphasen des Kernes geschlossen. So sahen wir im Ruhekern das Caryosom am intensivsten gefärbt, seine Substanz färbt sich schwächer bei der Umwandlung zur Spindel, dann stärker an den Polen, um sich dann wieder vorübergehend aufzuhellen; schließlich im Ruhestadium-Tochterkern färbt es sich wieder ganz stark. Die Körner und Stäbchen im Außenkern färben sich anfangs schwächer, in den mittleren Stadien der Teilung aber viel stärker als die von Caryosom stammende Spindelsubstanz; im Tochterkern kehrt ihre Färbbarkeit wieder auf die gleiche Stufe zurück wie im ruhenden Mutterkern. Wir können aus der verschiedenen Färbbarkeit auf Zustandsänderungen und zwar speziell auf Änderungen der Dichte der verschiedenen Kernbestandteile während des Teilungsvorganges schließen.

4. sind die Übergangsstadien des Kernes zum Ruhezustand wieder durch jene Kügelchen von stark färbbarer Substanz ausgezeichnet, die wir in den ersten Stadien der Prophase auftreten sahen. Und sie zerteilen sich nicht wieder in feinste färbbare Körnchen, wenn auf die abgelaufene Teilung sehr schnell eine neue folgt. Sie liefern dann sofort die neuen Stäbchen der Äquatorialplatte.

Alle diese Umbildungen der „Chromatin“-Gebilde bestärken die

Auffassung, zu der bereits KÜHN bei seinem Objekt gelangt ist, daß wir es hier vielleicht mit vollkommen den Chromosomen der höheren Organismen homologen Bildungen zu tun haben.

Zu diesem Punkte wäre noch folgendes hinzuzufügen. Ebenso wie V. WASIELEWSKI u. KÜHN habe auch ich in meiner vorliegenden Arbeit vermieden, direkt von Chromosomen zu sprechen, habe vielmehr die beschriebenen Bildungen des Außenkernes als „Stäbchen“ oder „chromosomenähnliche Bildungen“ bezeichnet. Tatsächlich erinnern ja diese Bildungen außerordentlich an die Chromosomen der Metazoen; ihr gesamtes Verhalten bei dem Teilungsvorgang zwingt uns ja zu der Annahme, daß sie sicherlich etwas ähnliches sind wie die Chromosomen der Metazoen. Wenn wir aber überlegen, welche fundamentalen Tatsachen und großen Theorien mit dem Begriff der Chromosomen verknüpft sind, so sehen wir uns zu vorsichtiger Zurückhaltung unseres Urteils genötigt.

Wenn wir auch wohl auf Grund der Untersuchungen von V. WASIELEWSKI u. KÜHN und meiner vorliegenden Arbeit berechtigt sind, die Substanz jener Stäbchen als Chromatin, als die Vererbungssubstanz, anzusehen, so wissen wir doch nichts genaueres über die Natur jener Stäbchen als Individuen. Ich habe schon oben (S. 620) die Differenzen hervorgehoben, welche sich in bezug auf Zahl und Umfang der Stäbchen bei den verschiedenen Färbungsmethoden herausstellten. Konstante Stäbchenzahlen konnte ich nicht finden. Allerdings fand ich fast stets in den Endstadien der Teilung bei Eisenhämatoxylinfärbung vier kompakte deutliche Körper in den Tochterplatten. Einigemal habe ich die gleiche Zahl auch in der Äquatorialplatte und bei deren Teilung gesehen (Fig. 90 u. 91). Dazu kommt, daß ich bei den Endstadien der Teilung der beschalteten Naturform von *Pyxidicula* stets vier große stark färbbare Klumpen um das Caryosom angeordnet fand (vgl. Textfig. H u. J).

Demgegenüber steht aber die Tatsache, daß bei GIEMSA-Färbung stets eine größere Zahl von Stäbchen, 8—16, in manchen Fällen aber auch unregelmäßige Zahlen gefunden wurden. Wir können also bei meinem Objekt keine Aussage darüber wagen, ob jene Stäbchen Einheiten von individueller Bedeutung oder ob sie aus solchen Einheiten zusammengesetzte Gebilde oder Teile von solchen sind. *Pyxidicula* ist wegen der Kleinheit der Elemente kein sehr günstiges Objekt zur Aufklärung dieser Fragen, jedenfalls viel ungünstiger als *Vahlkampfia bistadialis*, an welcher Art KÜHN die Frage

nach der Zahlenkonstanz und dem Verhalten der Protozoenchromosomen mit so viel Aussicht auf Erfolg weiter bearbeitet (1915).

Zu den erörterten Zweifeln kommt noch die Tatsache hinzu, daß die Stäbchen sich der Quere und nicht, wie die Chromosomen der Metazoen, der Länge nach in der Äquatorialplatte spalten. Längsspaltung von chromosomenähnlichen Bildungen ist bei Protozoen bisher in einigen wenigen Fällen beobachtet worden, so bei *Aulacantha* und *Ceratium* von BORGERT, bei *Euglena viridis* von meinem Schüler TSCHENZOFF. Bei den meisten Formen ist aber wie bei *Pyxidicula* eine Querteilung beschrieben worden. Das mag ja eine besondere Ursache haben, die wir vielleicht einmal noch aufklären können. Vorläufig muß es uns aber in unserem Urteil über jene „Stäbchen“ noch vorsichtig machen. Wie oft ist die Aufklärung wichtiger Fragen schon durch verfrühte Homologisierung und allzu einheitliche voreilige Benennungen verzögert worden.

Die neueste Arbeit, welche sich mit den Kernteilungsproblemen bei den niederen Protozoen in einer ernsthaft zu diskutierenden Weise befaßt, ist die Studie von DOBELL (1914) über die Cytologie von 3 Amöben-Arten. Sie teilt mit den früheren Untersuchungen des Kernbaues der Amöben den Fehler einseitiger Methodik. Die studierten Präparate waren alle mit einer Eisenlackmethode angefertigt und lieferten die üblichen schwer zu deutenden Bilder. Immerhin hat die sehr sorgfältige Anwendung der Methode dem Autor Schlüsse gestattet, welche sich wohl nicht allzuweit von einer richtigen Deutung der tatsächlichen Vorgänge entfernen dürften. Seiner Annahme, daß bei keiner der von ihm untersuchten Formen im Kernteilungsvorgang ein Centriol eine Rolle spielt, kann man wohl ohne weiteres zustimmen. Vor allem klar ist dies bei der dritten der von ihm untersuchten Formen, welche er *Amoeba fluvialis* benannt hat. Die Kernspindel dieser Art erinnert in prinzipiellen Eigenschaften in auffälliger Weise an diejenige von *Pyxidicula*. DOBELL betont ganz mit Recht, daß die Teilungsbilder von allen, welche bisher bei Amöben beschrieben wurden, abweichen. Auch sonstige Eigenschaften des von ihm untersuchten Organismus legen mir die Frage nahe, ob er nicht etwa auch eine Kulturform eines mit *Pyxidicula* verwandten Organismus vor sich hatte. Doch ist die prinzipielle Übereinstimmung mit dem Verhalten anderer kleiner Amöben so groß, daß kein Grund vorliegt, nur wegen des etwas abweichenden Kernteilungsbildes die Zugehörigkeit von *A. fluvialis* zu den Amöben direkt zu bestreiten.

Aber in einem sehr wesentlichen Punkte stimme ich mit den Deutungen, welche DOBELL seinen sehr klaren Bildern gibt, nicht überein. Er hat seinen Folgerungen keine scharfe Definition des Chromatinbegriffes zugrunde gelegt. Da er nur Eisenlackfärbung und diese ohne Differenzierungsstufen anwandte, war er denselben trügerischen Zufällen ausgesetzt, welche andere Autoren zu falscher Deutung angeblichen „Chromatins“ verführt haben. Auch er rechnet nicht mit der Möglichkeit, daß die Fähigkeit die gleiche Farbe mit verschiedener Intensität aufzunehmen, wesentlich von dem Dichtigkeitszustand der Zellstrukturen abhängen muß. Hätte er nicht der alleinseigmachenden, so tückischen Eisenlackmethode übermäßig vertraut und nur eine Gegenfärbung — etwa mit Lichtgrün, Orange-G oder Bordeauxrot — angewandt, so würde er wohl an seinen Objekten zu anderen Deutungen gekommen sein. Er nimmt ohne weiteres an, daß das „Chromatin“, welches die Stäbchen und Körnchen der Äquatorialplatten aufbaut, zum Teil wenigstens aus dem Caryosom stammt. Dabei scheinen mir seine Bilder, besonders von seiner *Amoeba glebae*, ganz deutlich auf den Ursprung jener Gebilde aus dem Außenkern hinzuweisen. Auf keinen Fall sind seine Untersuchungen für den Ursprung von Chromosomensubstanz aus dem Caryosom beweisend. Es ist bedauerlich, daß seine sorgfältigen und klaren Untersuchungen, welche sicherlich unsere Kenntnis vom Bau und Teilungsvorgang des Amöbenkernes erheblich fördern, nicht in diesen Punkten vollkommener sind. Übrigens ist ja der gleiche Fehler von der Mehrzahl der Protozoen- und von vielen Zellforschern bis in die neueste Zeit immer wieder gemacht worden, und es ist das Verdienst von v. WASIELEWSKI u. KÜHN, auf diese Fehlerquelle und den Weg zu ihrer Vermeidung hingewiesen zu haben.

In meiner Beurteilung von DOBELL's Ergebnissen werde ich bestärkt durch meine eigenen Forschungsergebnisse an einer größeren Anzahl von Protozoen der verschiedensten Gruppen. Diese Untersuchungen sind noch nicht reif zur Veröffentlichung, aber von ihren Ergebnissen kann ich einige hier heranziehen. Der gleiche Kernbau- und Teilungstypus, wie ich ihn bei *Pyxidicula* und wie ihn v. WASIELEWSKI u. KÜHN bei Vahlkampffien beschrieben haben, ist bei niederen Rhizopoden und Flagellaten weit verbreitet. Ja man kann ihn bei sorgfältiger Kritik aus den von ihnen selbst ganz anders gedeuteten Abbildungen anderer Autoren bei den verschiedensten Protozoen ablesen. Bei höheren Formen kompliziert sich der Kernbau; doch läßt er sich auch bei ihnen oft mit großer Sicherheit auf den bläs-

chenförmigen Caryosomkern zurückführen oder von ihm ableiten. Centriolähnliche Bildungen kommen vielleicht bei manchen Formen vor, sind aber nicht allgemein verbreitet und dürfen nicht zu den Trägern eines den Bau der Protozoen in ihrer Gesamtheit erklären sollenden Hypothesengebäudes gemacht werden.

9. Zusammenfassung der Hauptresultate.

1. *Pyxidicula operculata* AGARDH ist eine selbständige Art der Thecamöbinen und gehört nicht in den Entwicklungskreis einer anderen Form.

2. Sie teilt sich wie andere Thecamöbinen mit starren Schalen durch Querteilung nach erfolgtem Teilungswachstum und plötzlicher Ausscheidung der organischen Schalengrundsubstanz.

3. Die anfangs weiche Schale imprägniert sich erst allmählich mit Kieselsäure und Eisensalzen und wird dann hart, formbeständig, braun gefärbt und auf der Oberfläche skulpturiert.

4. *Pyxidicula operculata* ist eine chromidienlose Thecamöbine; als Reservestoff enthält sie reichlich Volutin.

5. Durch Änderung der Ernährung gelingt es, die Schale im weichen Zustand zu erhalten, ja sie stark zu verdünnen und annähernd zum Verschwinden zu bringen.

6. Die dünnchaligen oder schalenlosen Pyxidiculen teilen sich nicht mehr quer, sondern längs, wie viele weichschalige Thecamöbinen.

7. Solche Kulturformen werden oft vielkernig durch Unterdrückung der Körperteilung oder infolge von plasmogamischen Verschmelzungen.

8. Der Längsteilung des Tieres geht eine Einstellung der Kernspindel in die Querachse des Plasmas voraus.

9. Diese Einstellung der Spindel erfolgt ähnlich wie diejenige der Kernspindelachse in den Furchungszellen unter dem Einfluß mechanischer Faktoren. Die Oberflächenspannung wirkt bei *Pyxidicula*, wie bei Furchungsexperimenten der einseitige Druck, deformierend auf den Zellkörper und verlagernd auf die Bestandteile des Protoplasmas. Dadurch werden neue Regionen geringsten Widerstandes geschaffen, denen entsprechend sich die Spindel einstellt (kausale Erklärung der O. HERTWIG'schen Furchungsregeln).

10. Die Kernteilung von *Pyxidicula* ist eine typische Promitose. Es treten keine Centriolen auf. Das Caryosom stellt den Teilungs-

apparat des Kernes dar. Alles „Chromatin“ des Ruhekernes ist im Außerkern enthalten und bleibt während aller Teilungsstadien in dessen Bereich. Die Kernmembran bleibt während der meisten Stadien der Trennung erhalten.

Aus dem Außenchromatin bildet sich eine Äquatorialplatte von wohlgesonderten Chromatinstäbchen („chromosomen“-ähnlichen Bildungen), welche bei der Teilung quer gespalten werden.

11. Die Kernteilung, welche deutlich Pro-, Meta-, Ana- und Telophase zu unterscheiden gestattet, entspricht einem bei niederen Protozoen weit verbreiteten Teilungstypus.

Literaturverzeichnis.

1. AGARDH, in: Flora, botanische Zeitung, 1827, Vol. 2, p. 627.
2. BORN, G., Über Druckversuche an Froscheiern, in: Anat. Anz., Vol. 8, 1893.
- 2a. —, Neue Kompressionsversuche an Froscheiern, in: Jahresb. Schles. Ges. vaterl. Kultur, zool.-bot. Sekt., 1894.
3. BOVERI, TH., Zellenstudien. Heft 4. Über die Natur der Centrosomen, Jena 1900.
4. BÜTSCHLI, O. (1880—1886), Protozoa, in: BRONN, Klass. Ordn. Thier-Reich, Vol. 1.
5. CARTER, H.-J., Notes on the fresh water Infusoria of the Island of Bombay, in: Ann. Mag. nat. Hist. (3), Vol. 13 u. 15.
6. CLAPARÈDE, E. et E. LACHMANN, Etudes sur les Infusoires et les Rhizopodes, Genève et Bale, 1868.
7. DOBELL, CL., Cytological studies on three species of Amoeba, in: Arch. Protistenk., Vol. 34, 1914, p. 139.
8. DOFLEIN, F. (1909 u. 1911), Lehrb. der Protozoenkunde, Jena, 2. u. 3. Aufl.; 4. Aufl., 1916.
9. —, Über den Teilungsvorgang bei den Süßwasserthalamophoren, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, 1907.
10. —, Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien, in: Arch. Protistenk., Suppl. 1, 1907, p. 250.
11. —, Änderungen des Aggregatzustands im lebenden Protoplasma, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br., Vol. 21, 1915, p. I.
12. —, Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VII. Untersuchungen über das Protoplasma und die Pseudopodien der Rhizopoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 39, Anat., 1916, p. 335.

13. DRIESCH, H., Entwicklungsmechanische Studien. IV., in: Z. wiss. Zool., Vol. 55, 1892.
- 13a. —, Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies, in: Anat. Anz., Vol. 8, 1893.
14. EHRENBURG, CHR. G., Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen, Berlin 1888, p. 165.
15. MACFARLAND, F. M., Celluläre Studien an Molluskeneiern, in: Zool. Jahrb., Vol. 10, Anat., 1897.
16. GIEMSA, G., Fixierung und Färbung der Protozoen, in: Handb. der pathogenen Protozoen, Leipzig 1911.
17. HERTWIG, R. und E. LESSER, Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 10, Suppl.
18. HERTWIG, R., Über Encystierung und Kernvermehrung bei Arcella vulgaris, in: Festschr. KUPFFER, Jena 1899.
19. —, Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle, in: Biol. Ctrbl., Vol. 25, 1903, p. 49.
20. HERTWIG, O., Über den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryos, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 42, 1893.
21. KORSCHULT, E. u. K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Allgemeiner Teil.
22. KÜHN, A., Über Bau, Teilung und Encystierung von Bodo edax KLEBS, in: Arch. Protistenk., Vol. 35, 1915, p. 212.
- 22a. —, Analyse der Chromatinverhältnisse und der Teilungsmechanik des Amöbenkerns mit Hilfe mehrpoliger Teilungen, in: Zool. Anz., Vol. 45, 1915, p. 564.
23. KÜHN, A. u. W. v. SCHUCKMANN, Cytologische Studien an Trypanosomen, in: Zool. Jahrb., Suppl. 15, Bd. 2.
24. KÜTZING. in: Linnaea, 1833, p. 535.
25. MEYER, A., Orientierende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins, in: Bot. Ztg., Vol. 62, 1904, p. 113.
26. PENARD, E., Faune rhizopodique du bassin de Lemane, Genève, 1902.
27. PFLÜGER, E., Über die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zelltheilung, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 34, 1884.
28. ROUX, W., Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryos. III. Über die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryos im Ei, in: Ges. Abh., Vol. 2, No. 20.

- 28a. ROUX, W., Über Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen, *ibid.*, Vol. 2, No. 27.
29. SCHAUDINN, F., *Leydenia gemmipara*, ein neuer, in der Ascitesflüssigkeit des lebenden Menschen gefundener amöbenähnlicher Rhizopode, in: *SB. Akad. Wiss. Berlin*, Vol. 39, 1896, p. 951.
30. —, Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden, in: *Arb. Gesundheitsamt*, Vol. 19, 1903, p. 547.
31. v. WASIELEWSKI und A. KÜHN, Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbenkernes, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 38, Anat., 1914, p. 253.
32. ZIEGLER, H. E., Über Furchung unter Pressung, in: *Verh. anat. Ges.*, 8. Vers., Straßburg 1894.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 29.

Pyxidicula opercularis (AGDH.) aus freier Natur und aus zufällig entstandenen Massenkulturen (mit Ausnahme von Fig. 8—10, 20 u. 25).
EH. = Eisenhämatoxylinfärbung.

Fig. 1. Großes Individuum, von der Seite, mit ausgestreckten Pseudopodien. 1500 : 1 (lebend).

Fig. 1a. Leere Schale eines alten Tieres mit Knötchensculptur und Blendenring. 1000 : 1.

Fig. 2. Frisch geteiltes Tier, lebend, von oben, Plasmafortsätze, Kern, kontraktile Vacuole, Nahrungsballen. 1500 : 1.

Fig. 3. Lebendes Tier kurz vor der Teilung, von oben. 1500 : 1.

Fig. 4. Lebendes Tier kurz nach der Teilung, von oben. 1500 : 1.

Fig. 5. Konserviertes Tier, von oben; gefärbt mit EH.-Lichtgrün. 1000 : 1.

Fig. 6. Ebenso; die Schale mit dem Blendenring nicht ganz ausfüllend. 1000 : 1.

Fig. 7. Exemplar mit etwas erweichter Schale. EH. 1500 : 1.

Fig. 8—10. Drei lebende Exemplare aus einer Kultur, von oben gesehen. 1500 : 1.

Fig. 11. Normales Teilungspaar, von oben. Telophase der Kerne, weiche Schalen. EH. 1500 : 1.

Fig. 12. Dasselbe; etwas späteres Stadium. EH. 1500 : 1.

Fig. 13. Beginnende Teilung eines Tieres vor vollendetem Wachstum. EH. 1500 : 1.

Fig. 14 u. 15. Konservierte Exemplare von der Seite; Schalen. EH. 1500 : 1.

Fig. 16 u. 17. Innerhalb der Schale zweikernig gewordene Individuen. Fig. 16 von oben, 17 von der Seite. EH. 1500 : 1.

Fig. 18. Individuum von der Seite; Konservierung mit Pikrinessigsäure; Struktur des Caryosoms. EH. 2000:1.

Fig. 19. Kern eines mit FLEMMING'scher Lösung konservierten Individuums; Struktur des Caryosoms. EH. 2000:1.

Fig. 20. Frisch aus der Teilung hervorgegangene Individuen einer von selbst entstandenen Kultur; fast schalenlos. Späte Telophase des Kernes. EH. 1500:1.

Fig. 21. Zwei dünnchalige und ein schalenloses Tier aus einer Kultur. EH. 1500:1.

Fig. 22. Frisch geteilte Tiere aus freier Natur. EH. 1500:1.

Fig. 22a u. b. Deren Kerne in später Telophase. EH. 1800:1.

Fig. 23. Rückgängig gemachte Plasmateilung. EH. 1500:1.

Fig. 24. Plasmogamische Verschmelzung zweier erwachsener Tiere. 1500:1.

Fig. 25. Schalenloses Kulturindividuum nach dem Leben. 1500:1.

Tafel 30.

Fig. 26. Schalentragendes Individuum mit Ruhekern. GIEMSA-Färbung. 1000:1.

Fig. 27. Individuum mit dünner Schale; Kern nicht vollständig im Ruhestadium. GIEMSA. 1500:1.

Fig. 28a u. b. Zwei Tochtertiere der schalentragenden Naturform; Schale gefärbt; Plasmakörper sie nicht vollständig ausfüllend. Kerne in Telophase. 1000:1.

Fig. 29. Frisch geteilte, schalenlose Individuen; Kerne in Telophase. GIEMSA. 1500:1.

Fig. 30. Schalentragendes Tier aus Kultur. Nahrungskörper im Plasma. Kern in Ruhe. GIEMSA. 1500:1.

Fig. 31. Schalenloses Tier aus derselben Kultur. GIEMSA. 1500:1. Dicht neben Exemplar von Fig. 30 im selben Präparat.

Fig. 32. Volutinfärbung, Gegenfärbung mit Safranin. Kulturindividuum. 1500:1.

Fig. 33. Ebensolches Tier, nur Volutinfärbung. 1500:1.

Fig. 34 u. 35. Vielkernige Kulturformen. GIEMSA. 1500:1.

Fig. 36. Kulturformen, zum Teil von der Seite, mit typischem *Pyxidicula*-Habitus. GIEMSA. 1500:1.

Fig. 37. Dreikernige Kulturform. GIEMSA. 1500:1.

Fig. 38. Aus einem Individuum durch Teilung entstandene 5 Tiere, verbunden durch Reste der Schleimschale. GIEMSA. 1500:1.

Fig. 39—41. Typische Zweiteilungsstadien von Kulturtieren. GIEMSA. 1500:1.

Fig. 42. Individuum mit Centriol als Kunstprodukt. GIEMSA. 1500:1.

Fig. 43. Telophasestadium der Teilung. GIEMSA. 1500:1.

Tafel 31.

Stadien der Kern- und Plasmateilung. Alle bei GIEMSA-Färbung. Konservierung mit SCHAUDINN's Sublimatlösung.

Fig. 44. Prophase. 1500:1.

Fig. 45—47. Metaphase. 1500:1.

Fig. 48—50. Anaphase. 1500:1.

Fig. 51—55. Telophase. 1500:1.

Fig. 56—58. Späte Telophasen. Rekonstruktion der Tochterkerne. Teilung des Plasmaleibes. 1500:1.

Fig. 59—61. Ruhestadien der Kerne von Kulturformen. 2000:1.

Fig. 62—64. Prophasen der Kerne. 2000:1.

Fig. 65—66. Metaphase von Kernen. 2000:1.

Fig. 67—70. Verschiedene Stadien der Anaphase. 2000:1.

Fig. 71—73. Telophasestadien, Kernrekonstruktion, Verbindung der Kerne durch den schrumpfenden Membranzylinder. 2000:1.

Tafel 32.

Kulturformen und ihre Plasma- und Kernteilungsstadien. Alle mit Eisenhämatoxylin und Bordeauxrot gefärbt, in SCHAUDINN's Sublimat fixiert.

Fig. 74—76. Ganze Tiere mit Kernen in Prophase. 1500:1.

Fig. 77—80. Kulturtiere von typischer *Pyxidicula*-Gestalt. 1000:1.

Fig. 81—85. Prophasestadien von Kernen. Fig. 81—83 1500:1, Fig. 84 u. 85 2000:1.

Fig. 86. Ruhekern eines Kulturtieres. 2000:1.

Fig. 87—88. Prophasen von Kulturtieren. 2000:1. Fig. 88 Schrumpfungsprodukt.

Fig. 89. Ganzes Tier; späte Prophase. 1500:1.

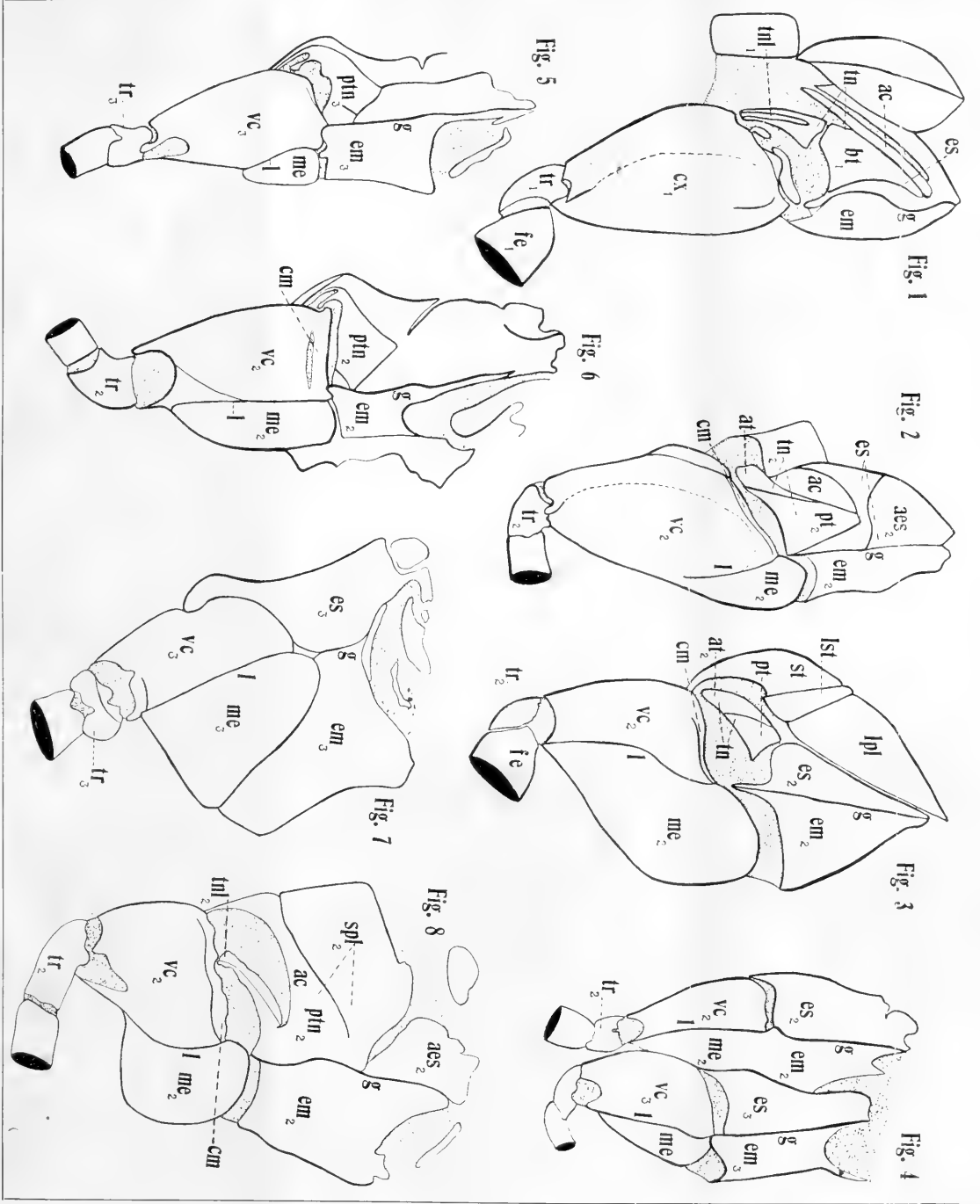
Fig. 90. Metaphase. 1500:1.

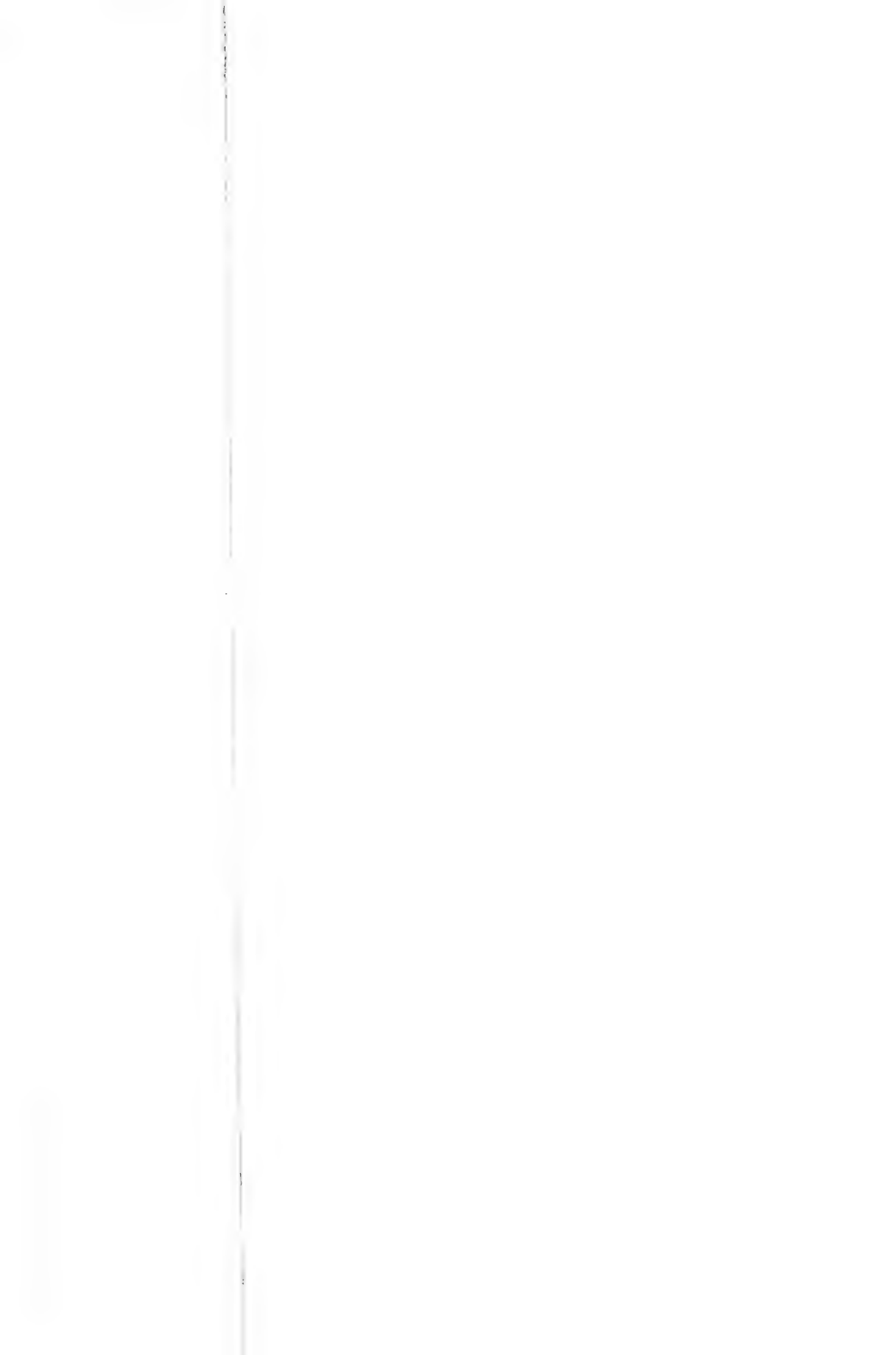
Fig. 91—96. Anaphasestadien. 1500:1.

Fig. 97—100. Telophasestadien. 500:1.

Fig. 101—103. Stadien der Metaphase. Fig. 101 u. 103 (kleine Individuen), Fig. 102 2000:1.

Fig. 104—105. Stadien der Anaphase des Kernes. 2000:1.





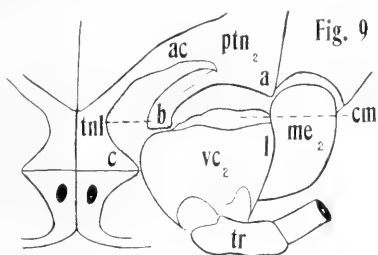


Fig. 9

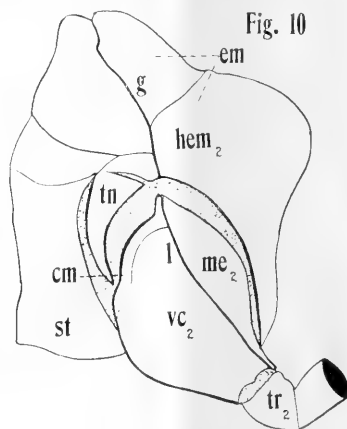


Fig. 10

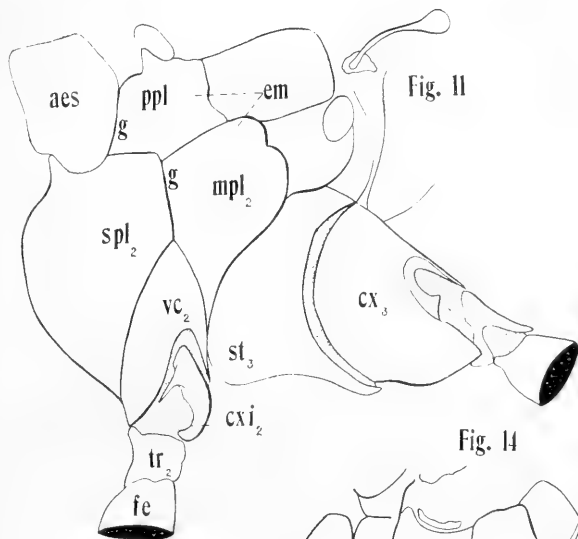


Fig. 11

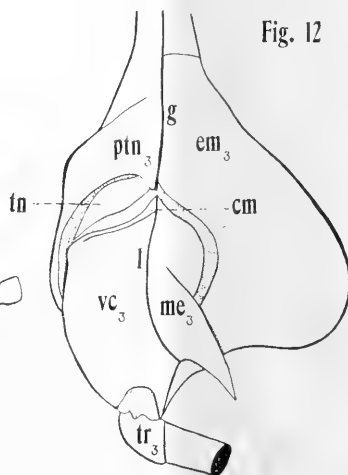


Fig. 12

Fig. 14

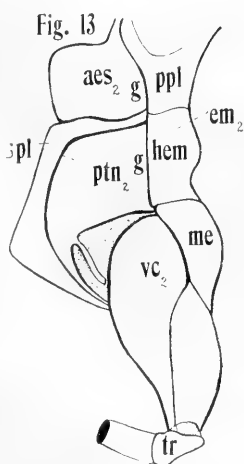
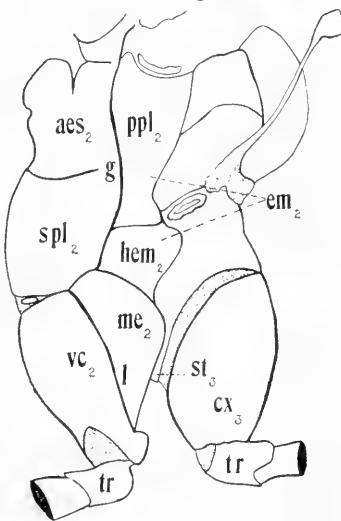


Fig. 13

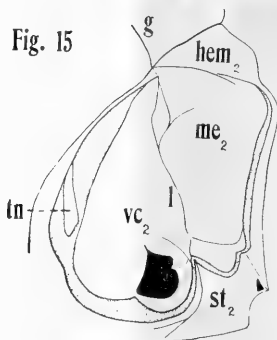
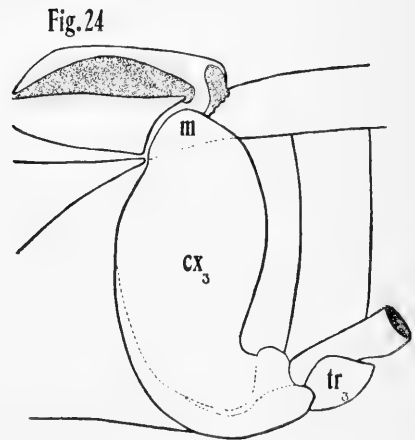
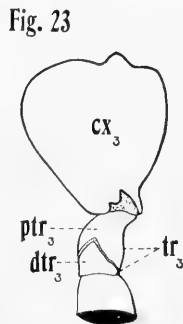
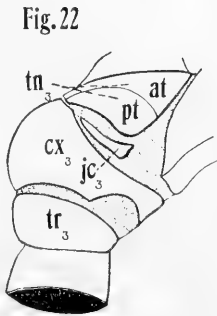
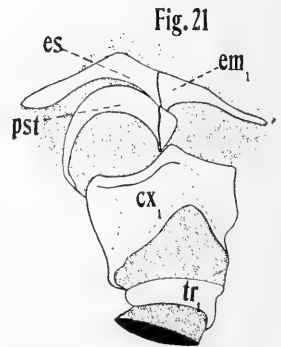
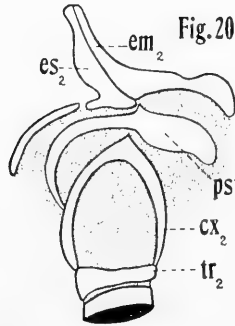
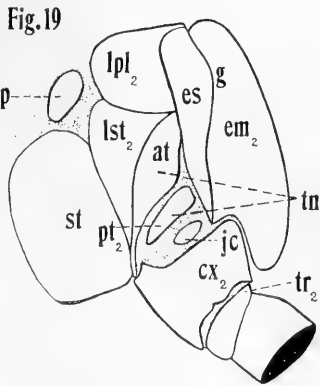
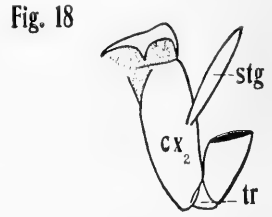
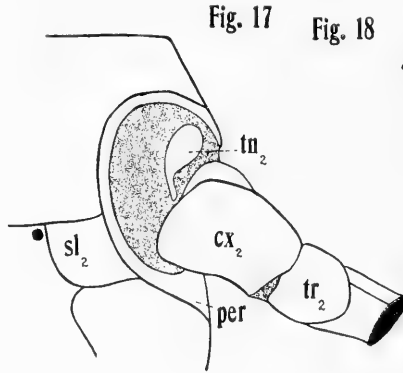
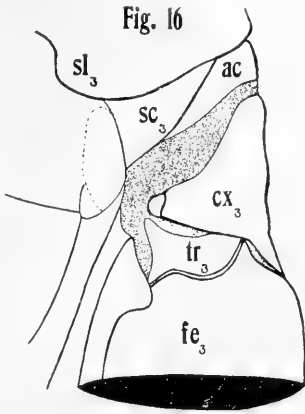
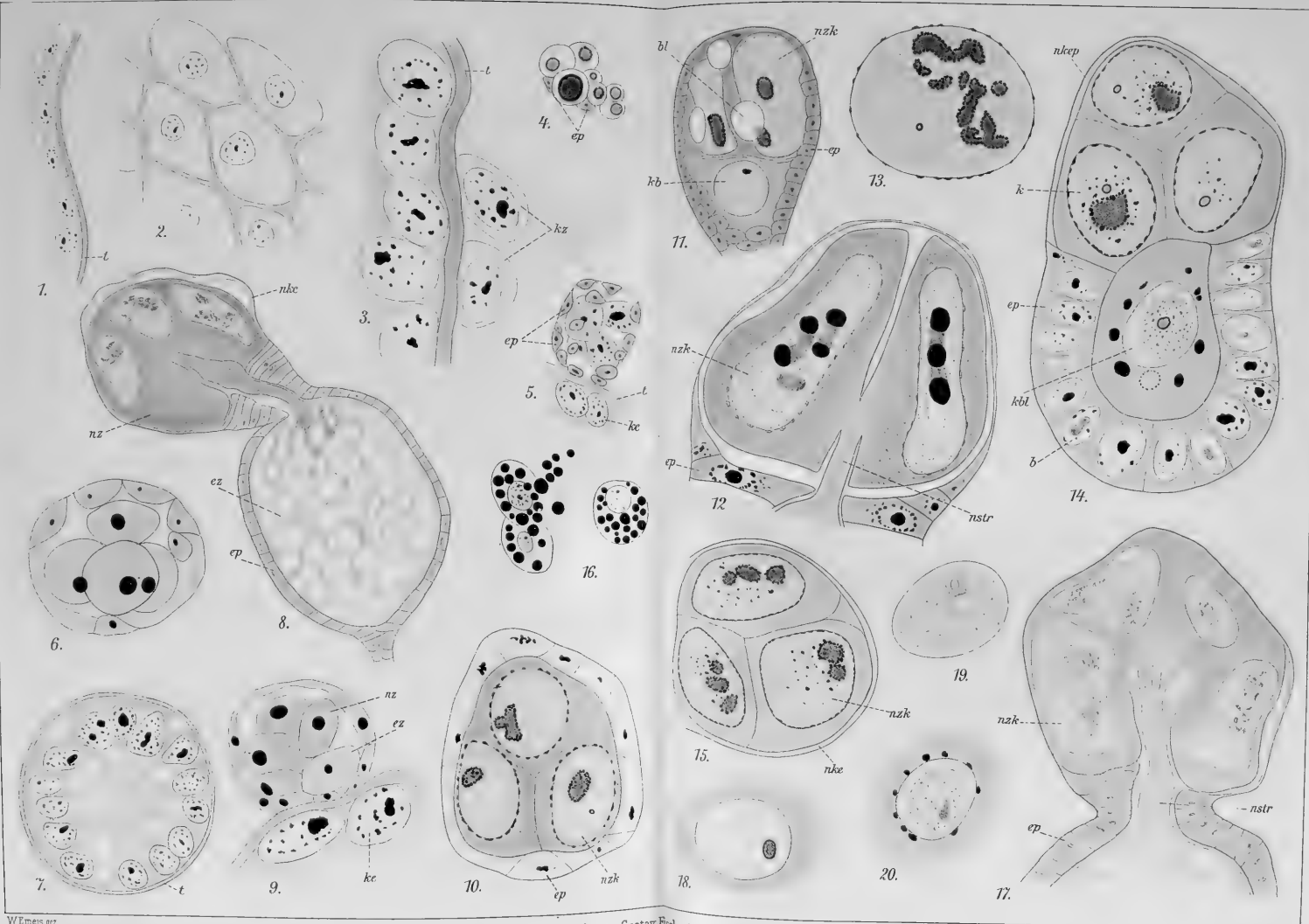
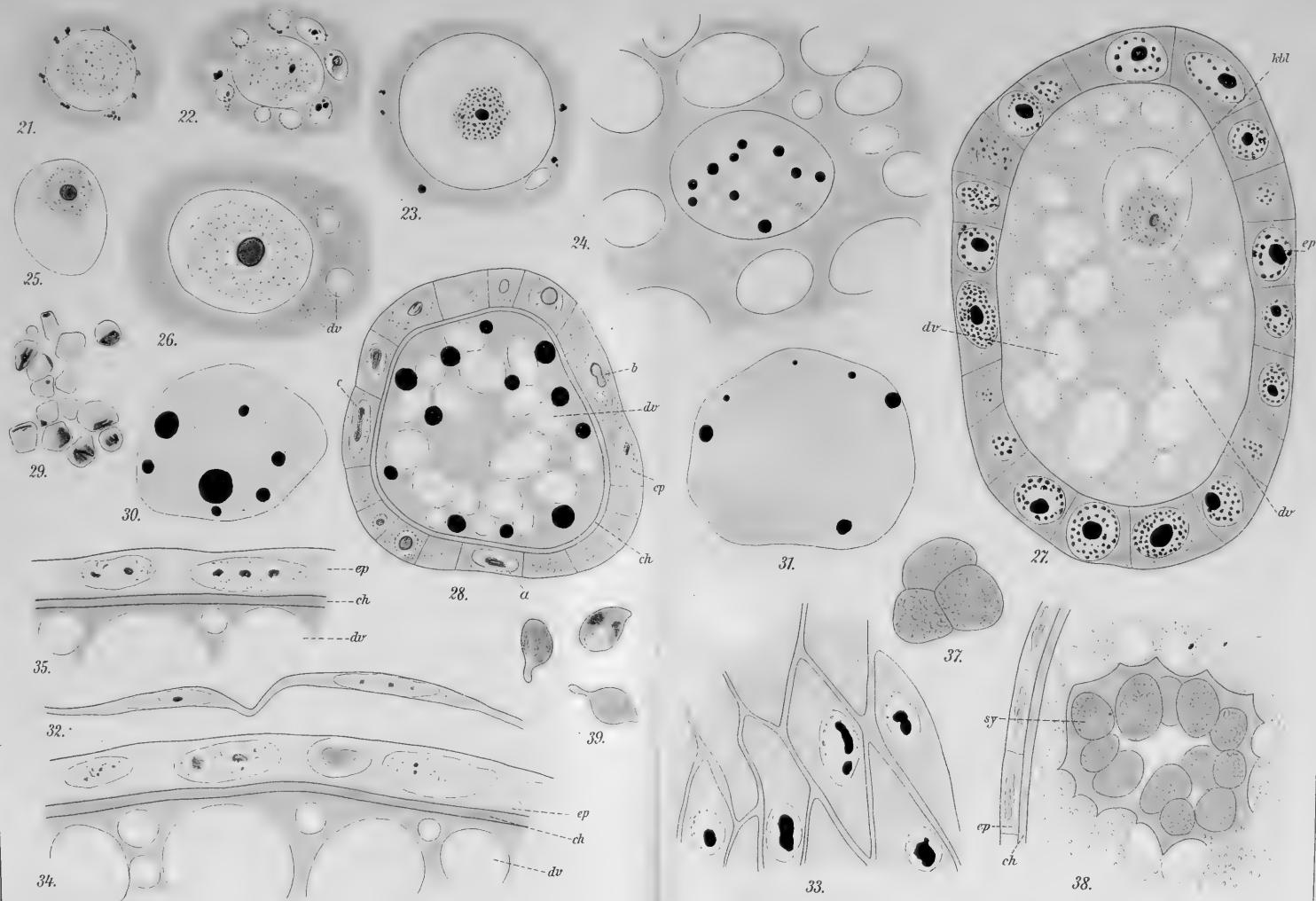
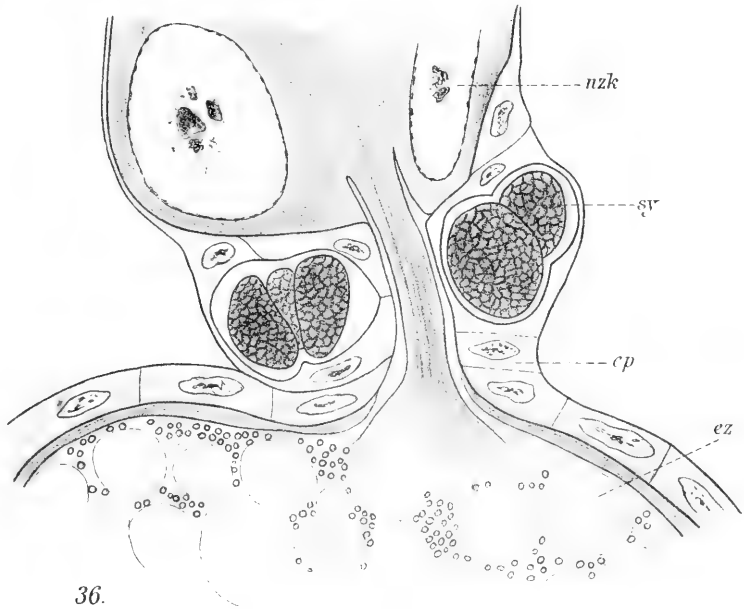


Fig. 15

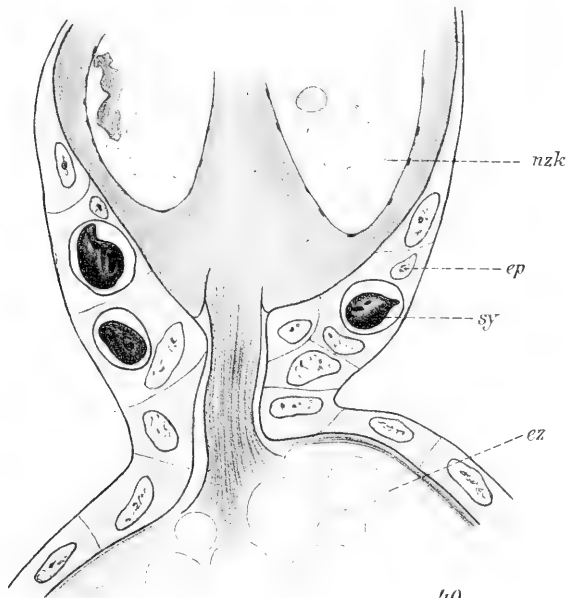




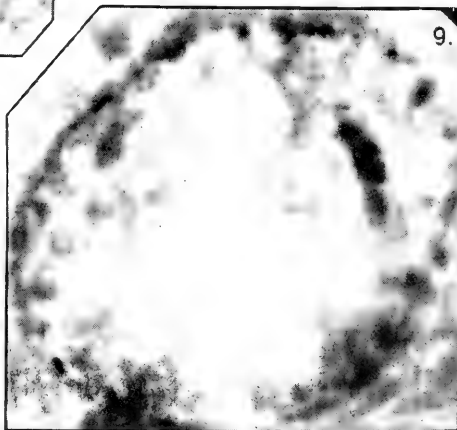
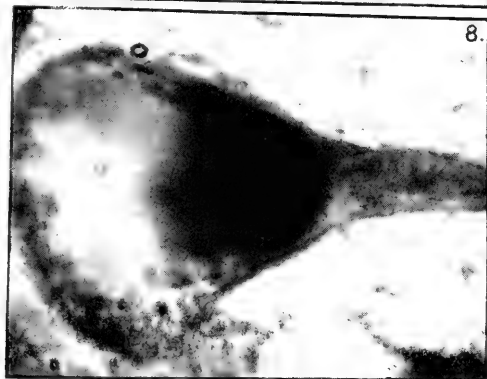
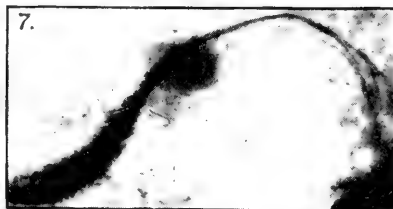
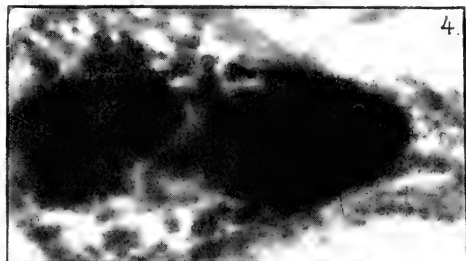
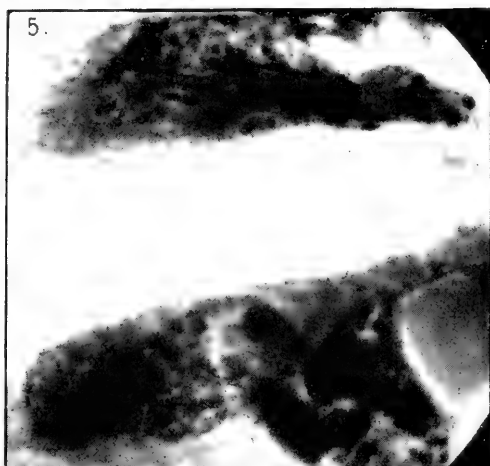
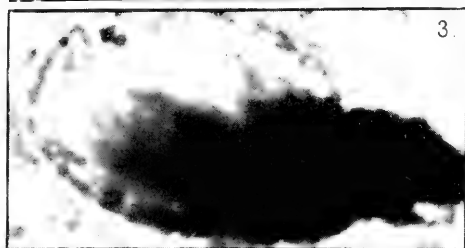
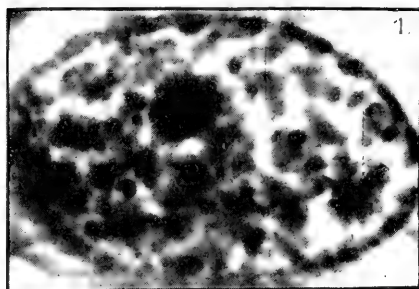


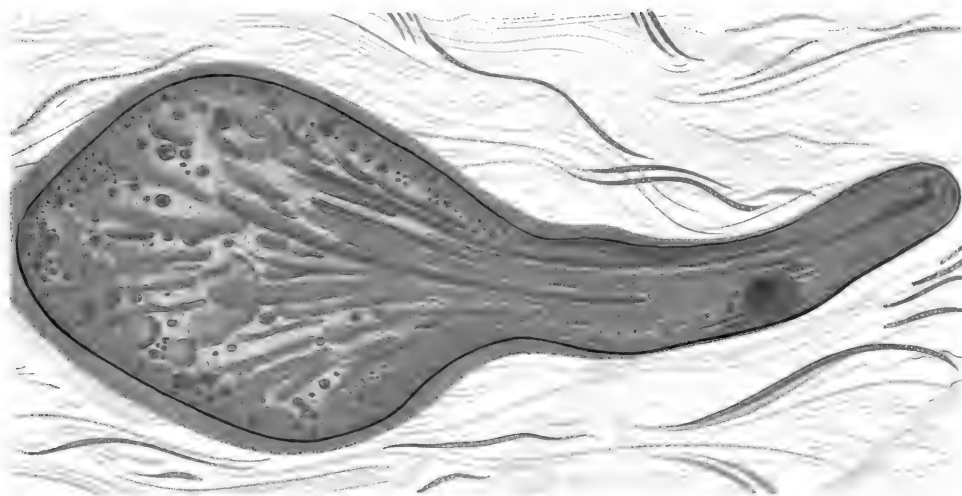


36.

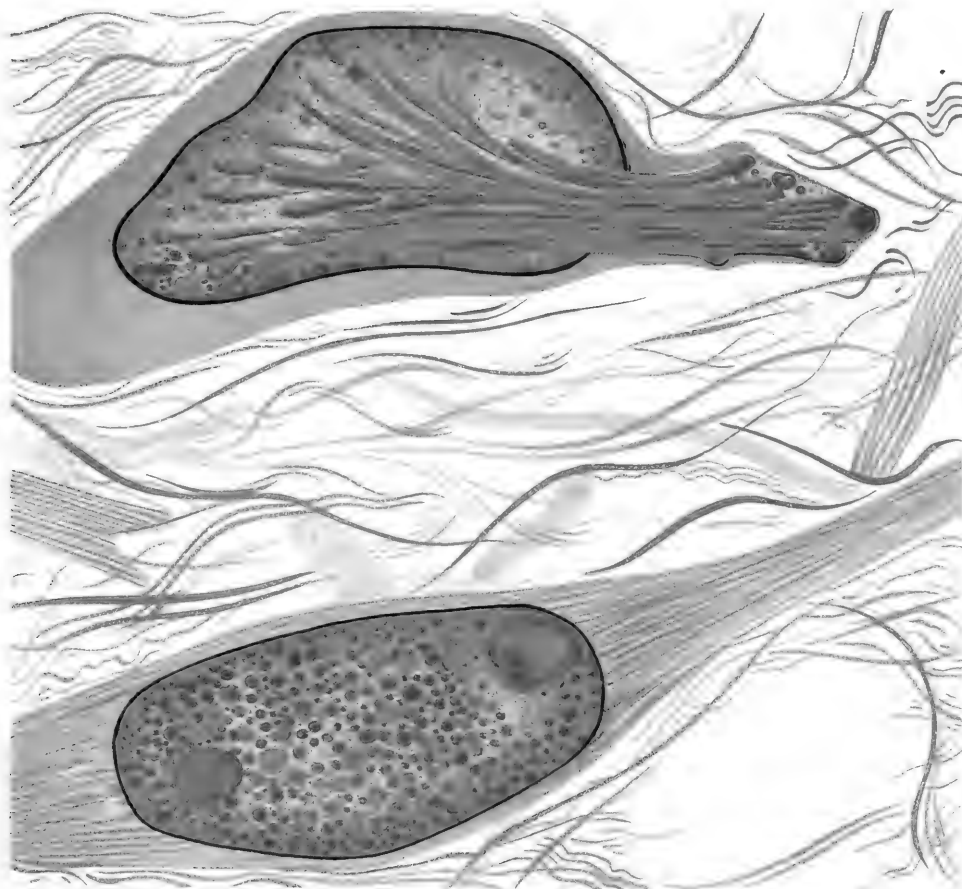


40.

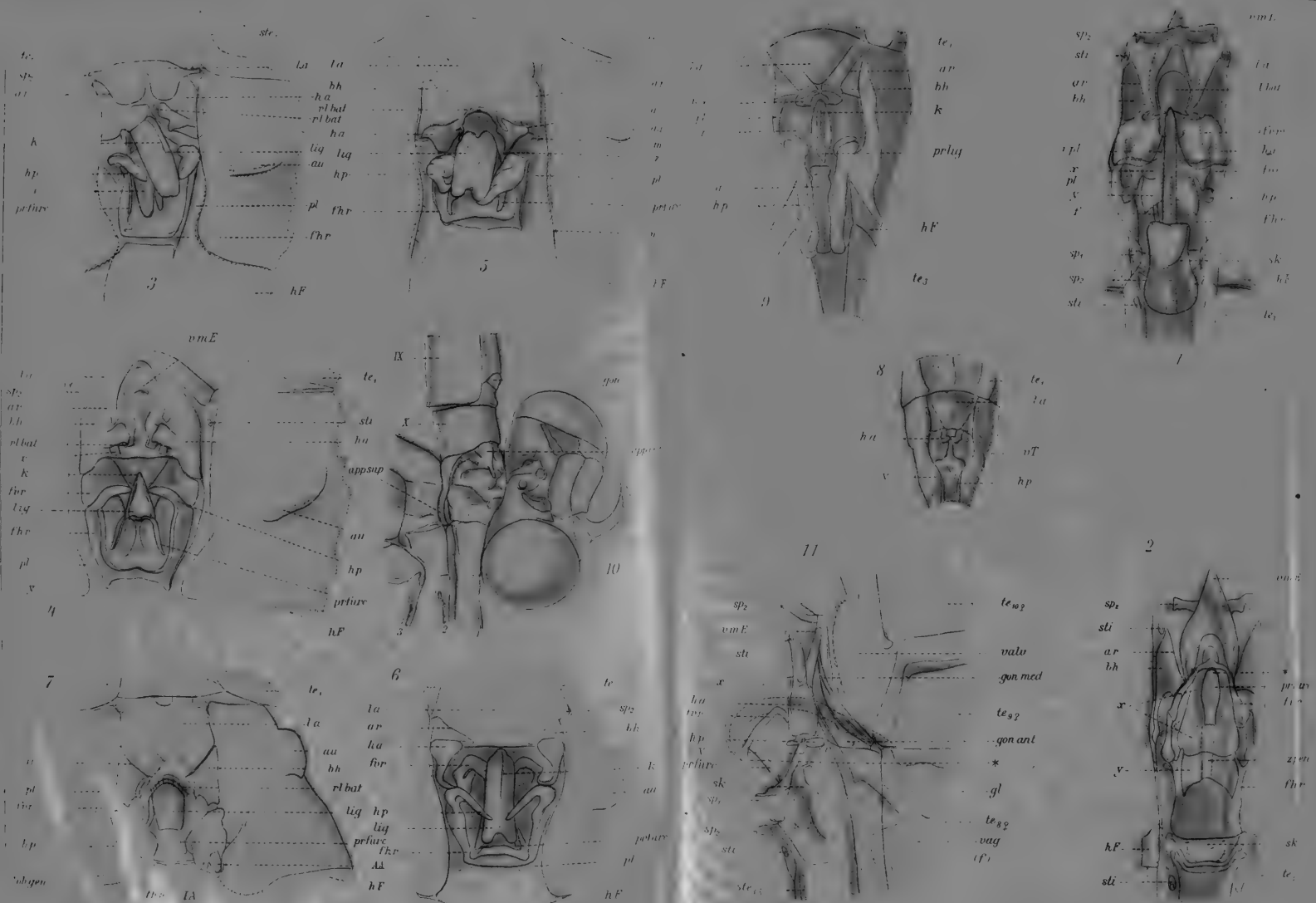




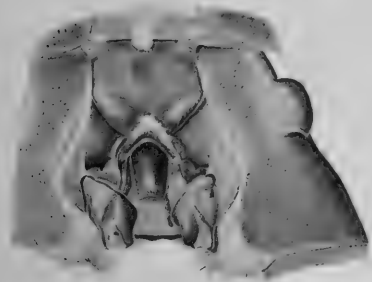
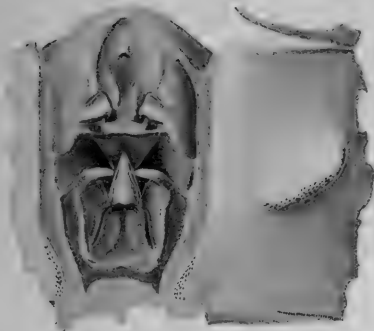
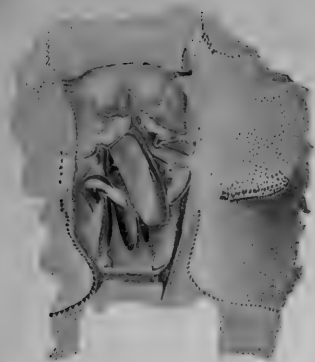
70

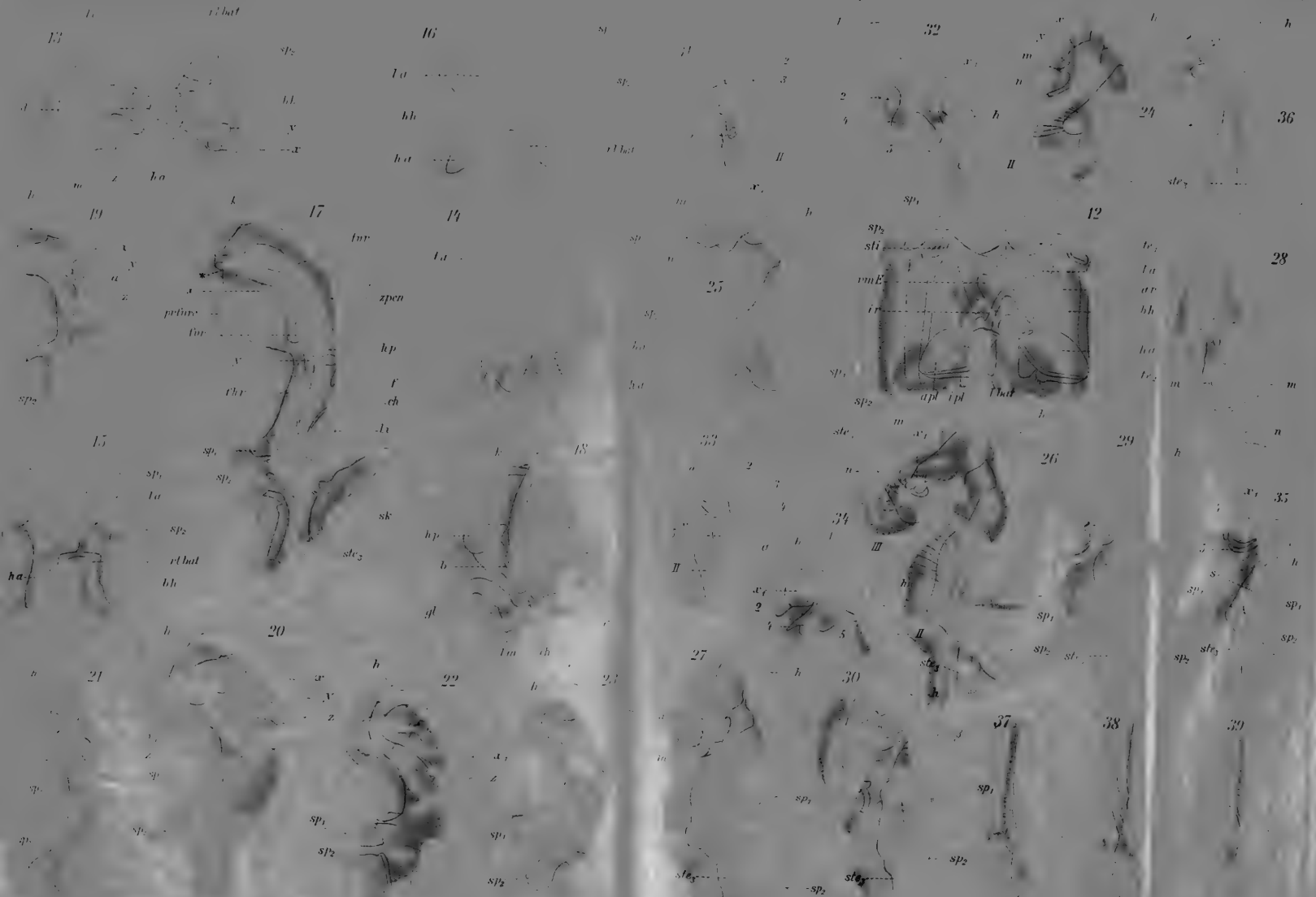


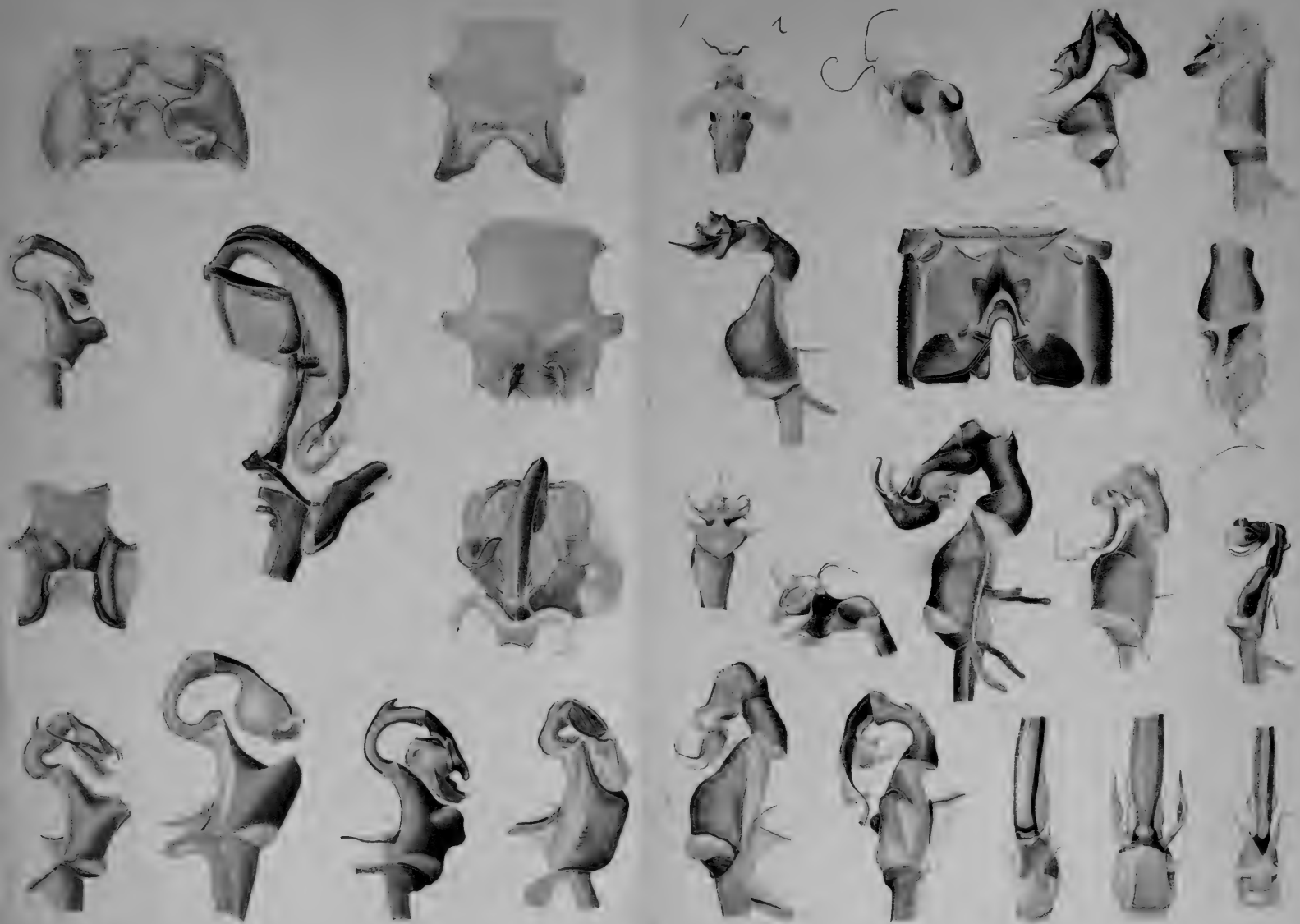
77



ant.

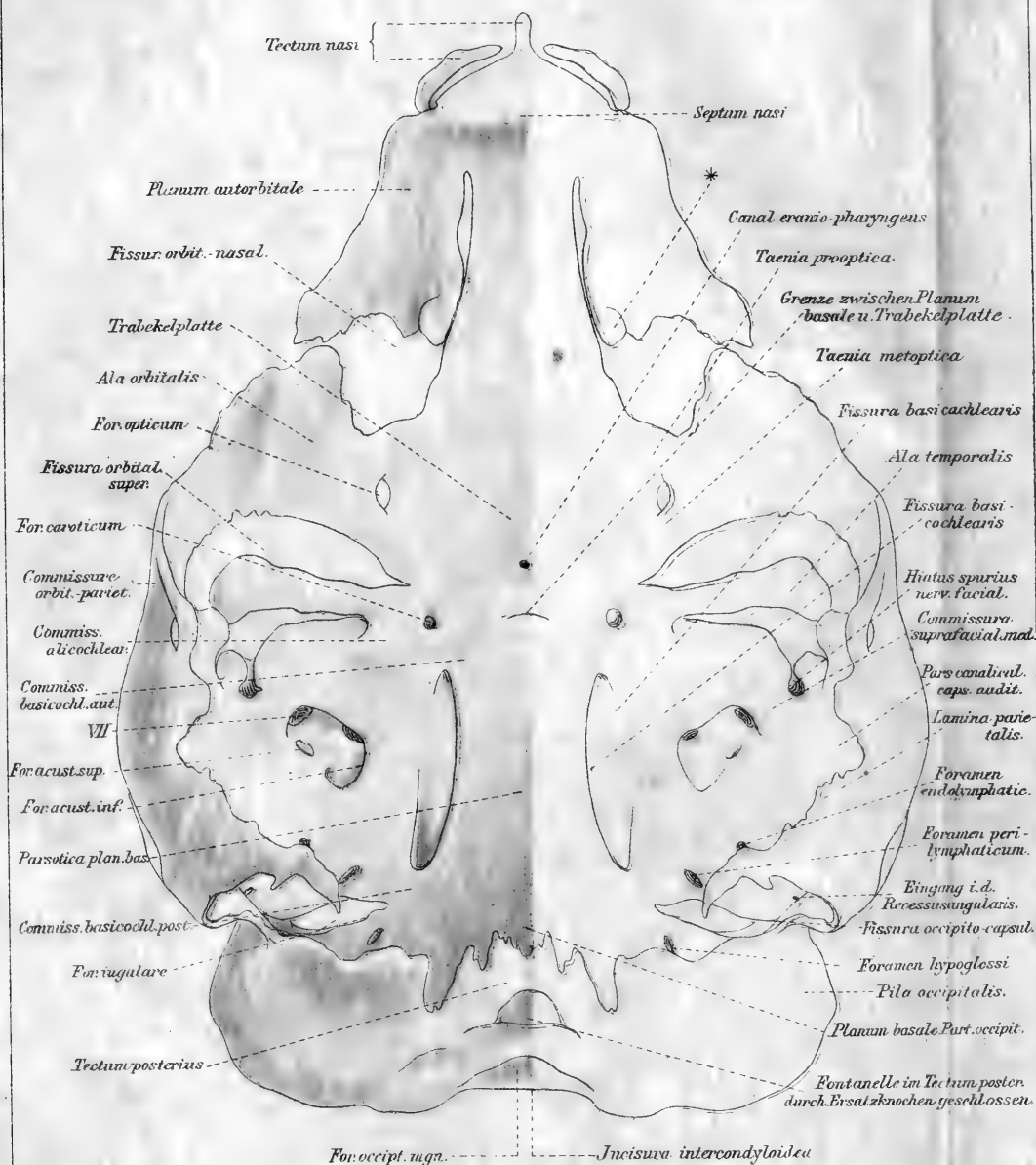








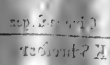




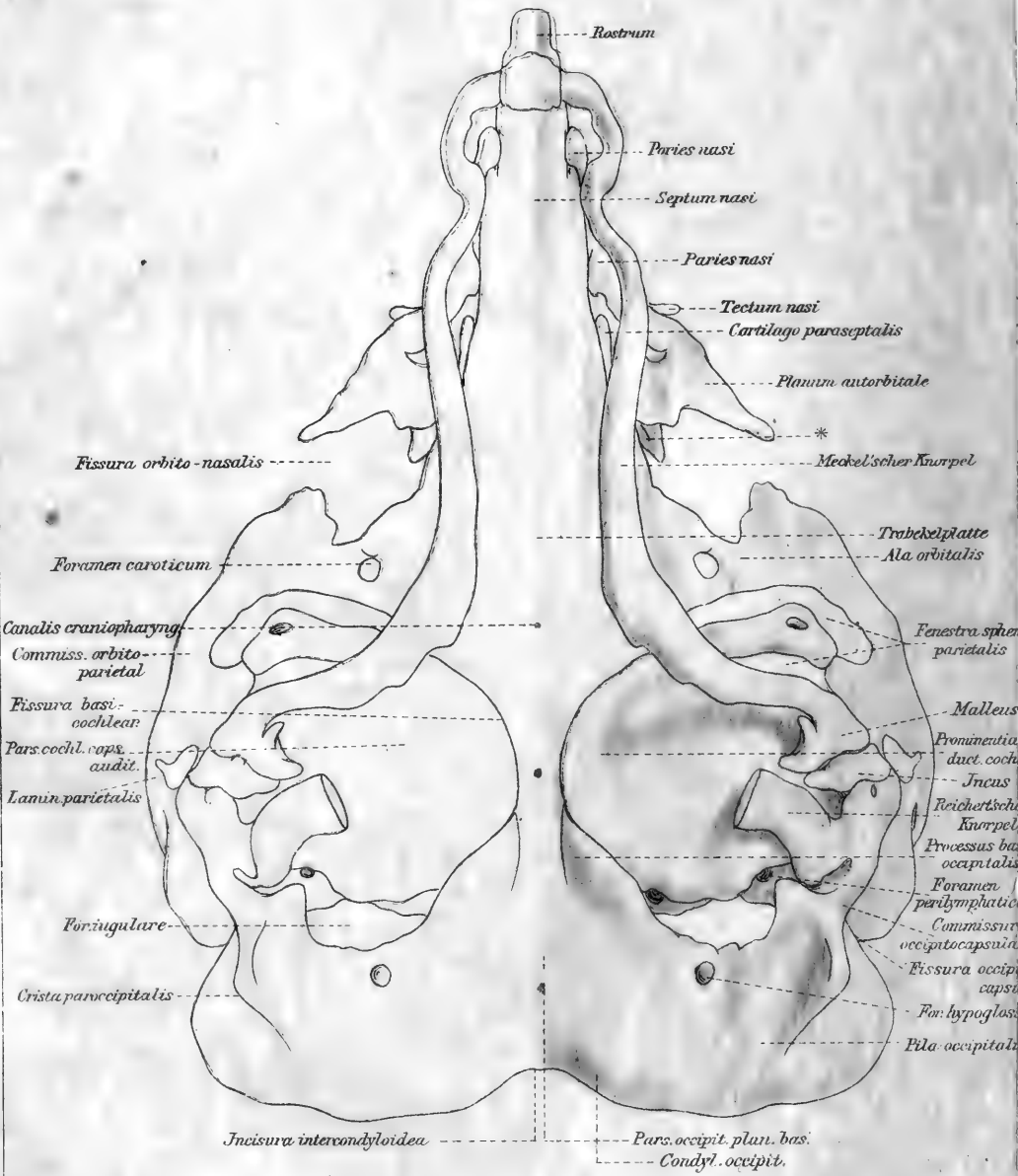
G. F. R. dach. gez.

K. Schreiber.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



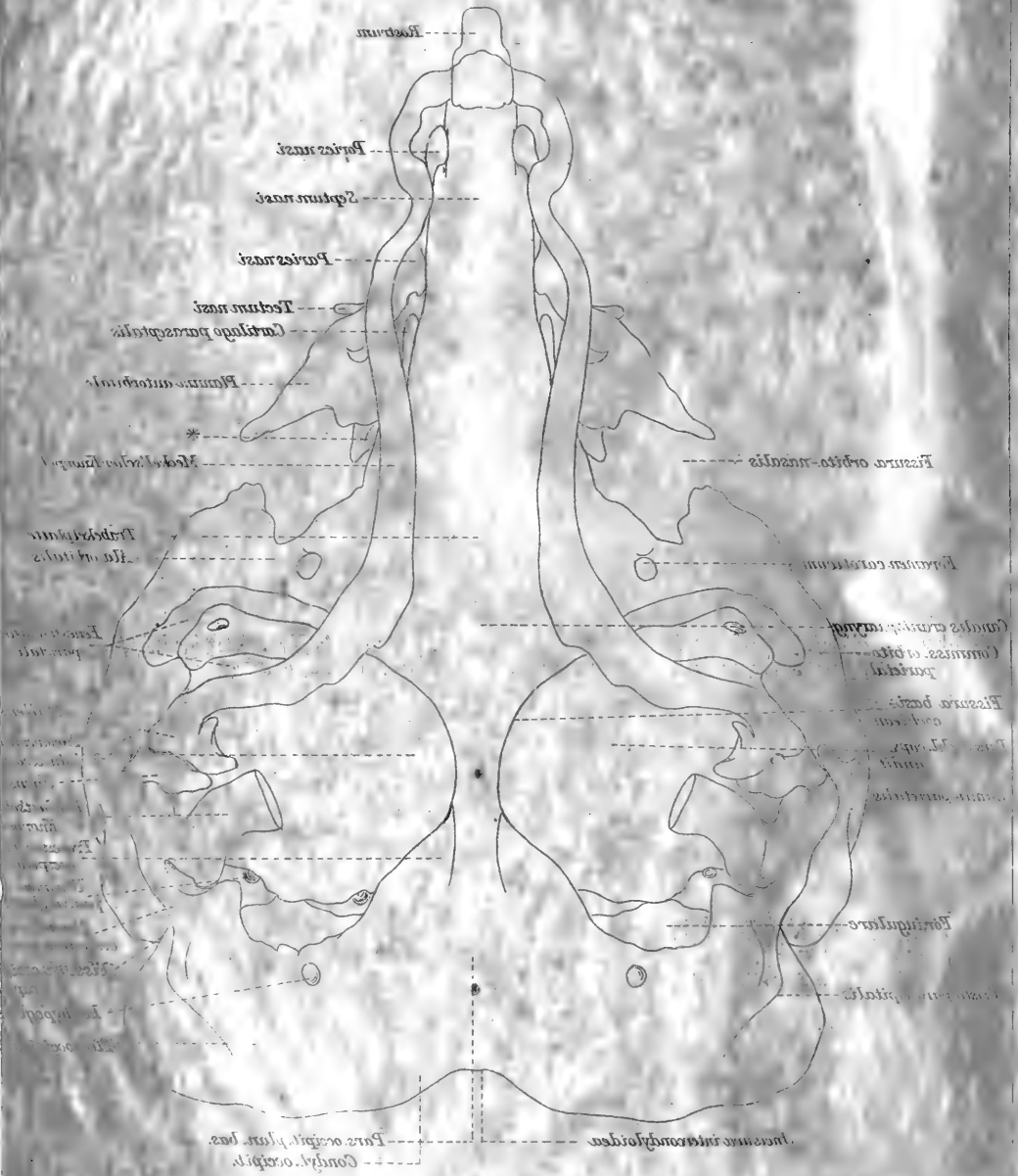


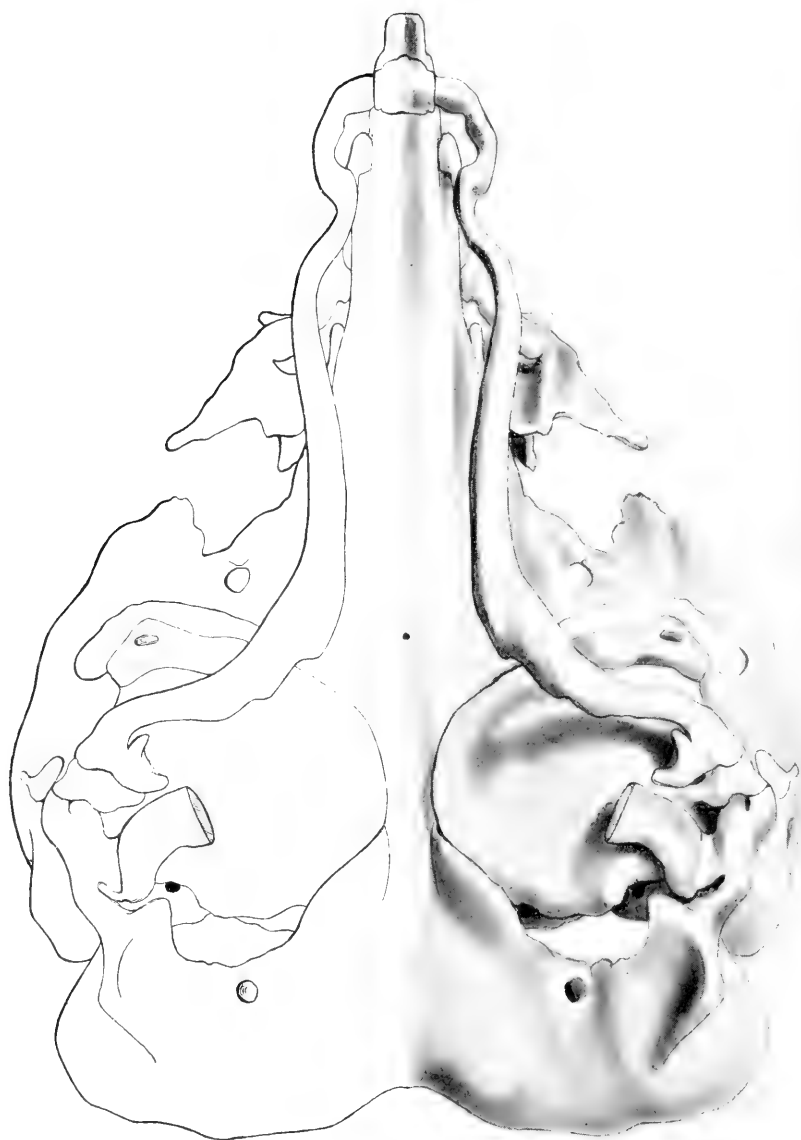


G. Burdach gez.

K. Schreiber.

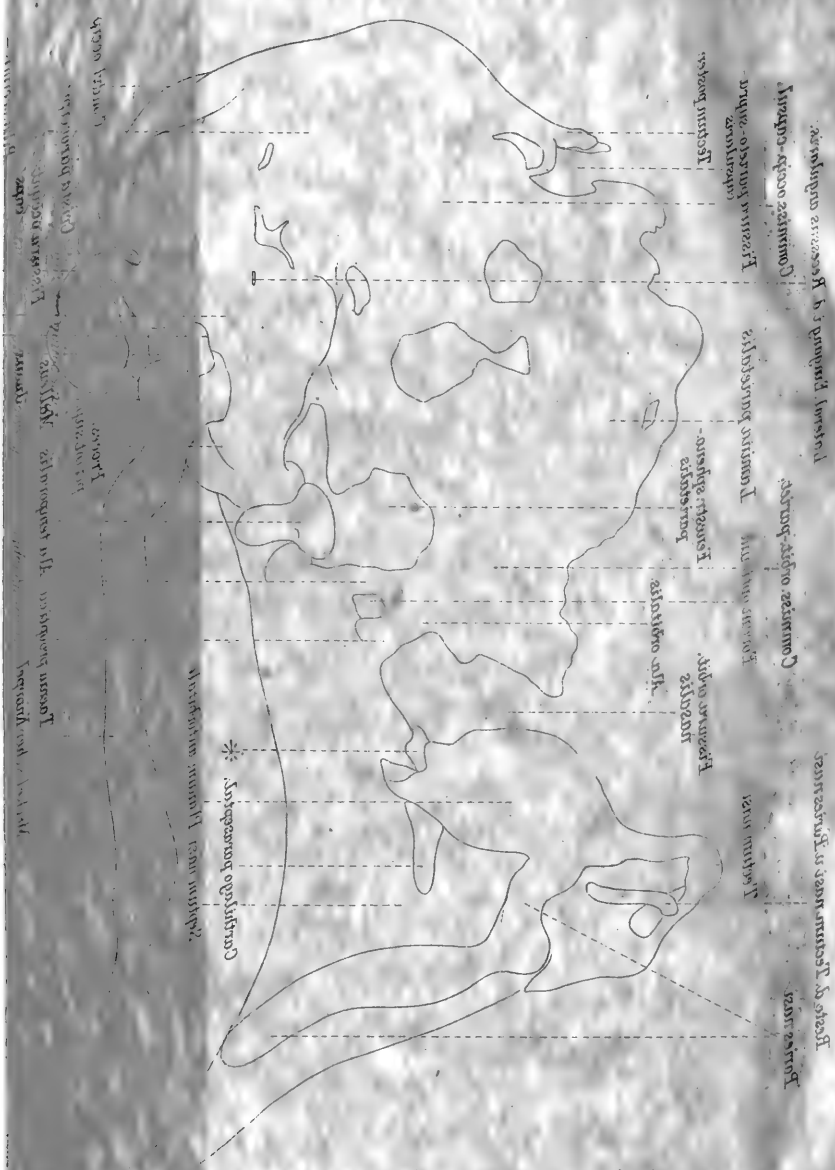
Verlag von Gustav Fischer in Jena.





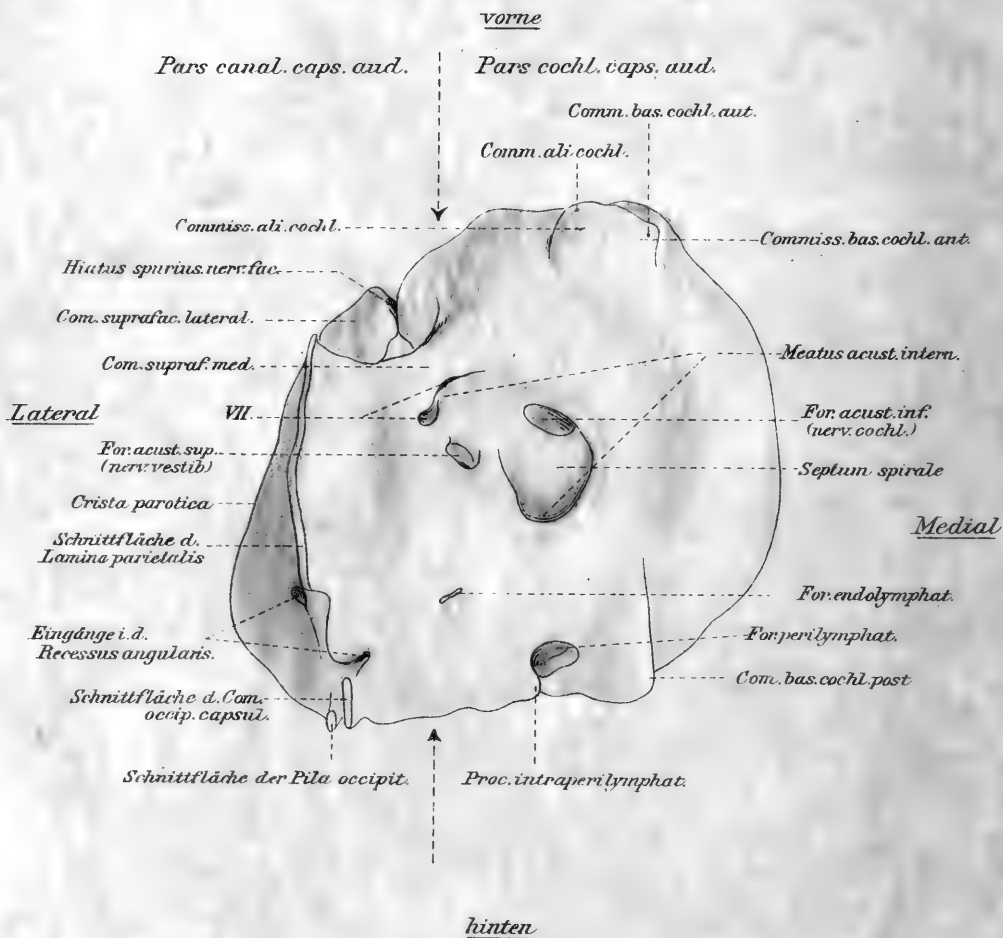


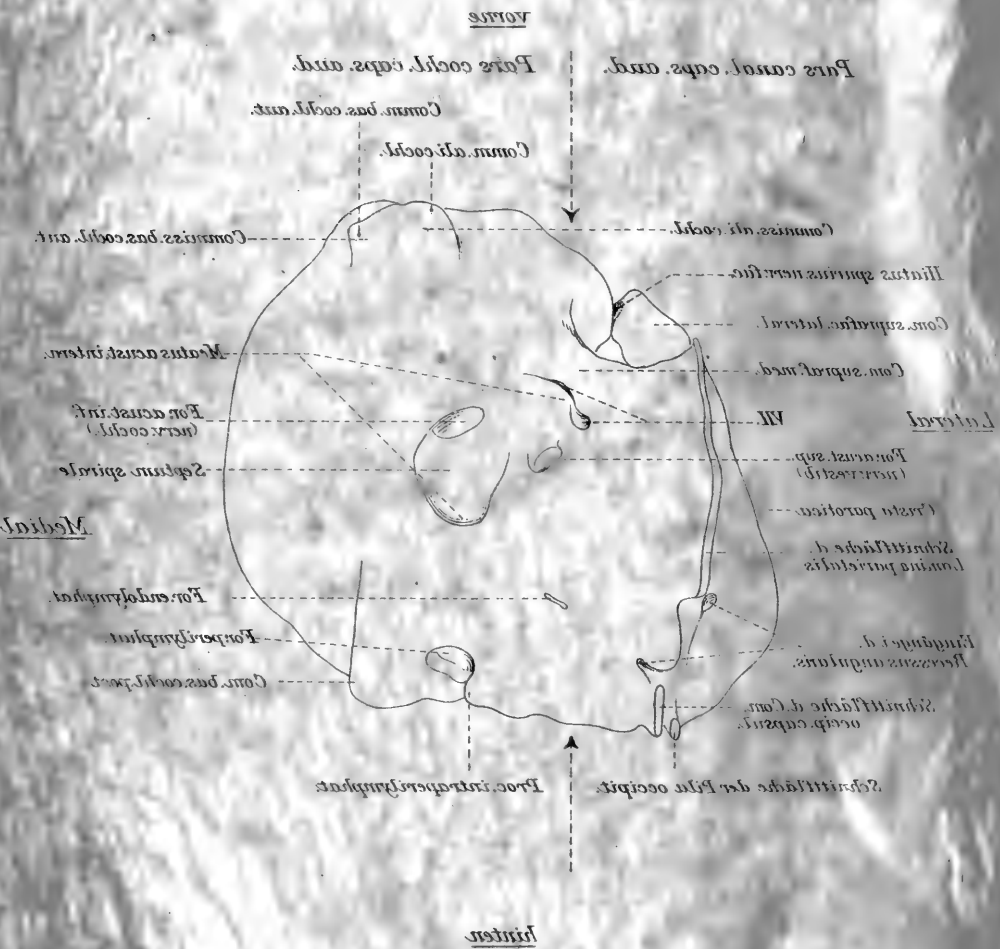


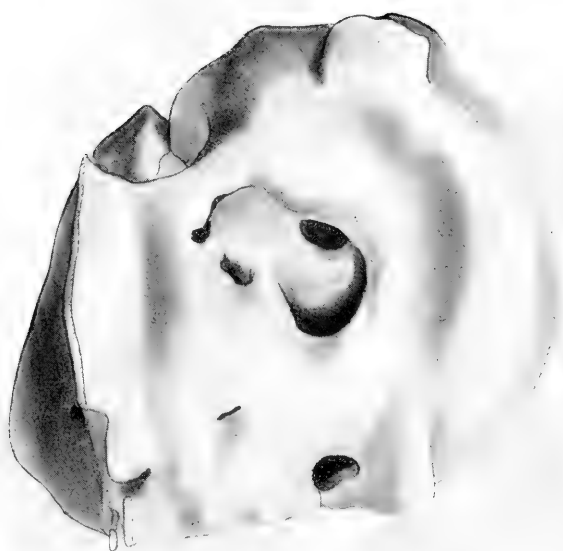








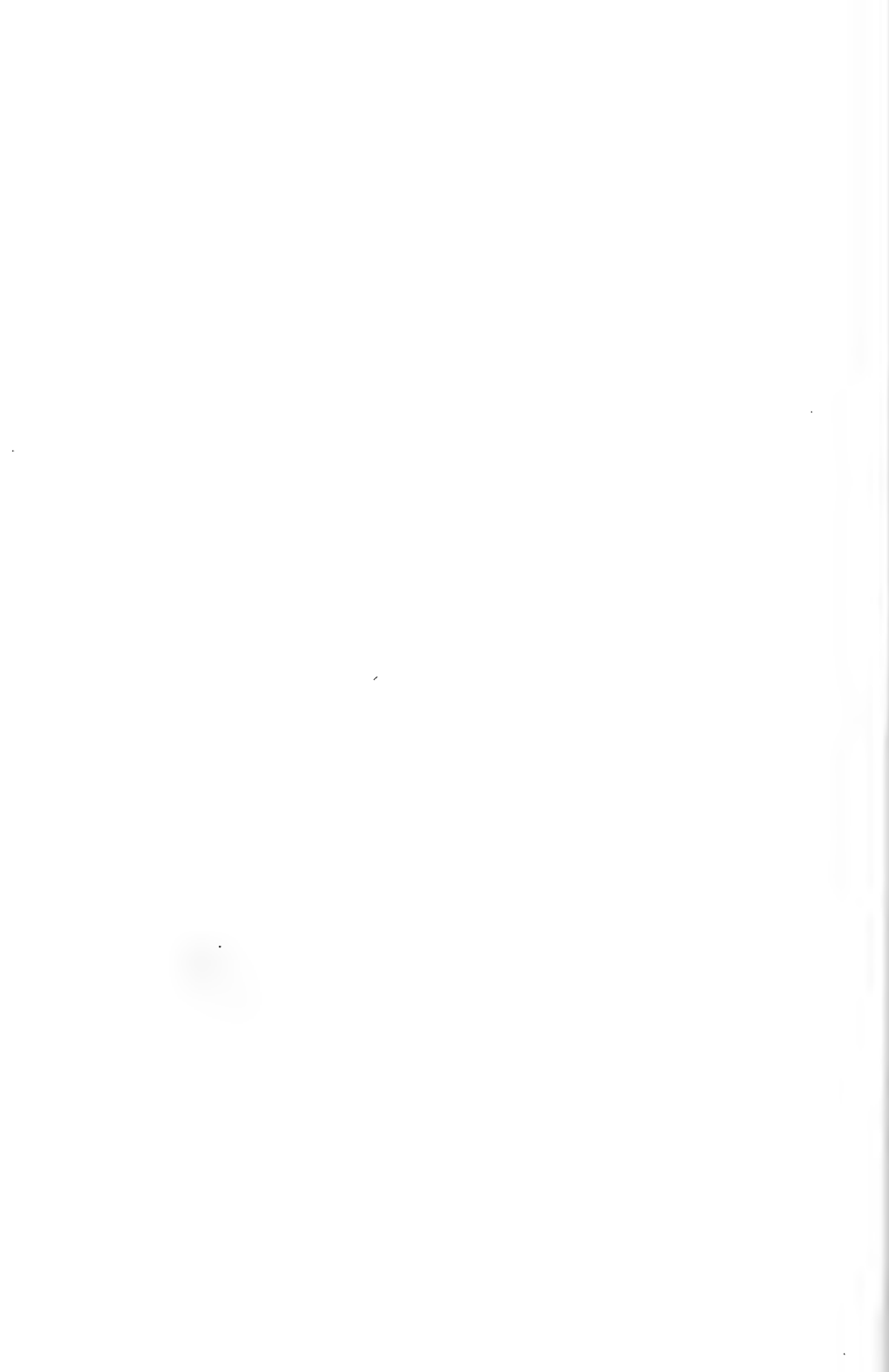


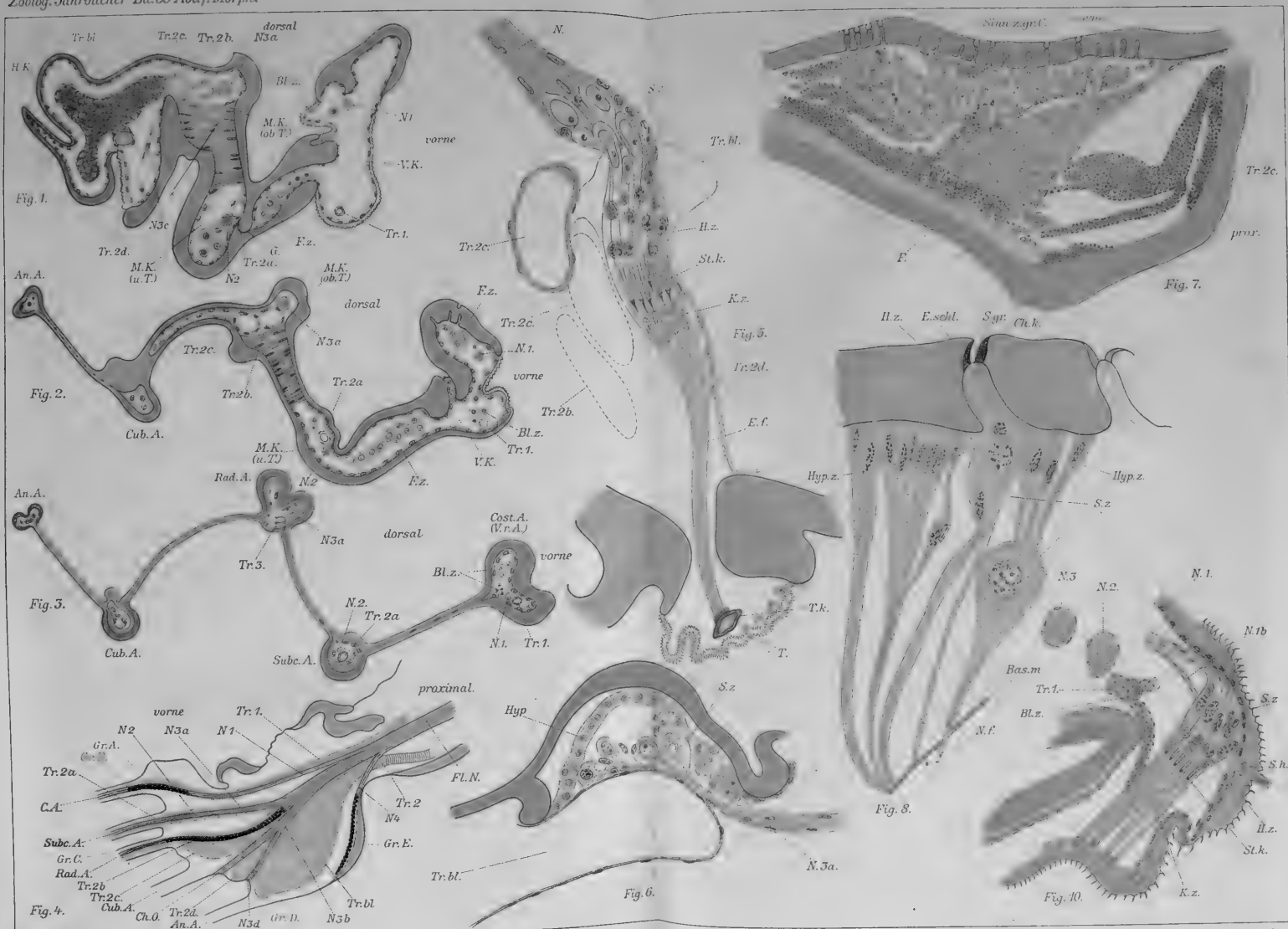




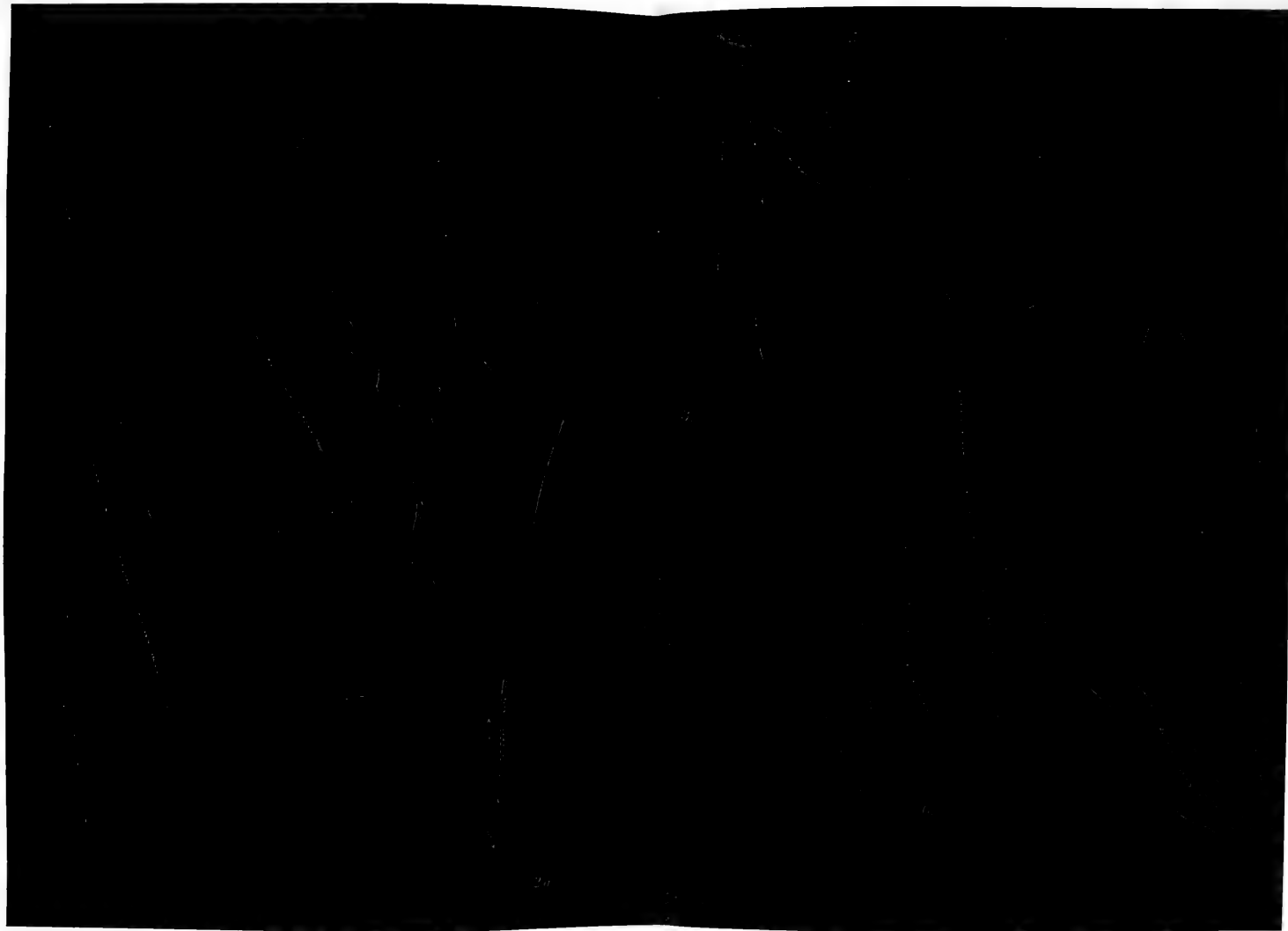




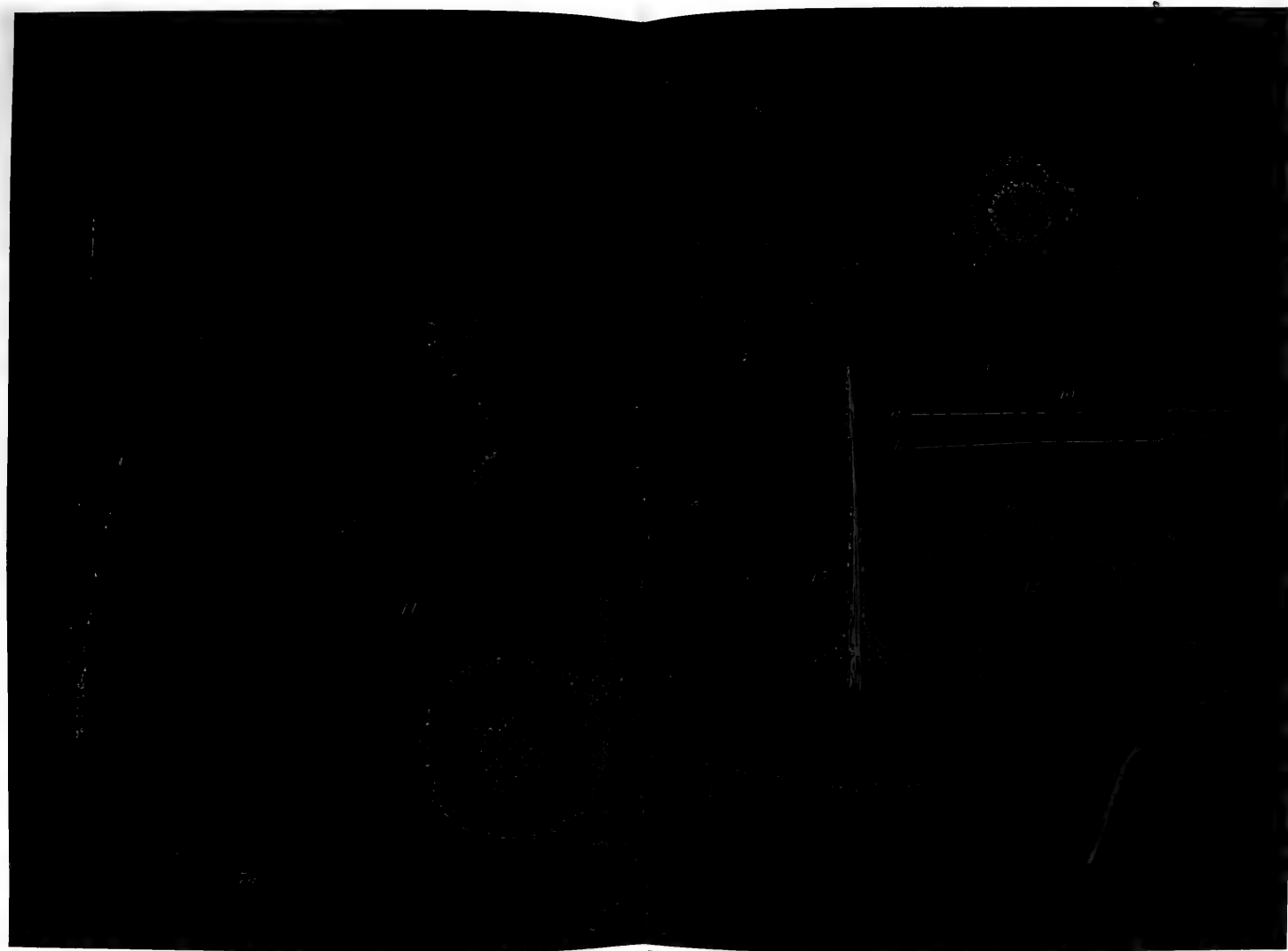


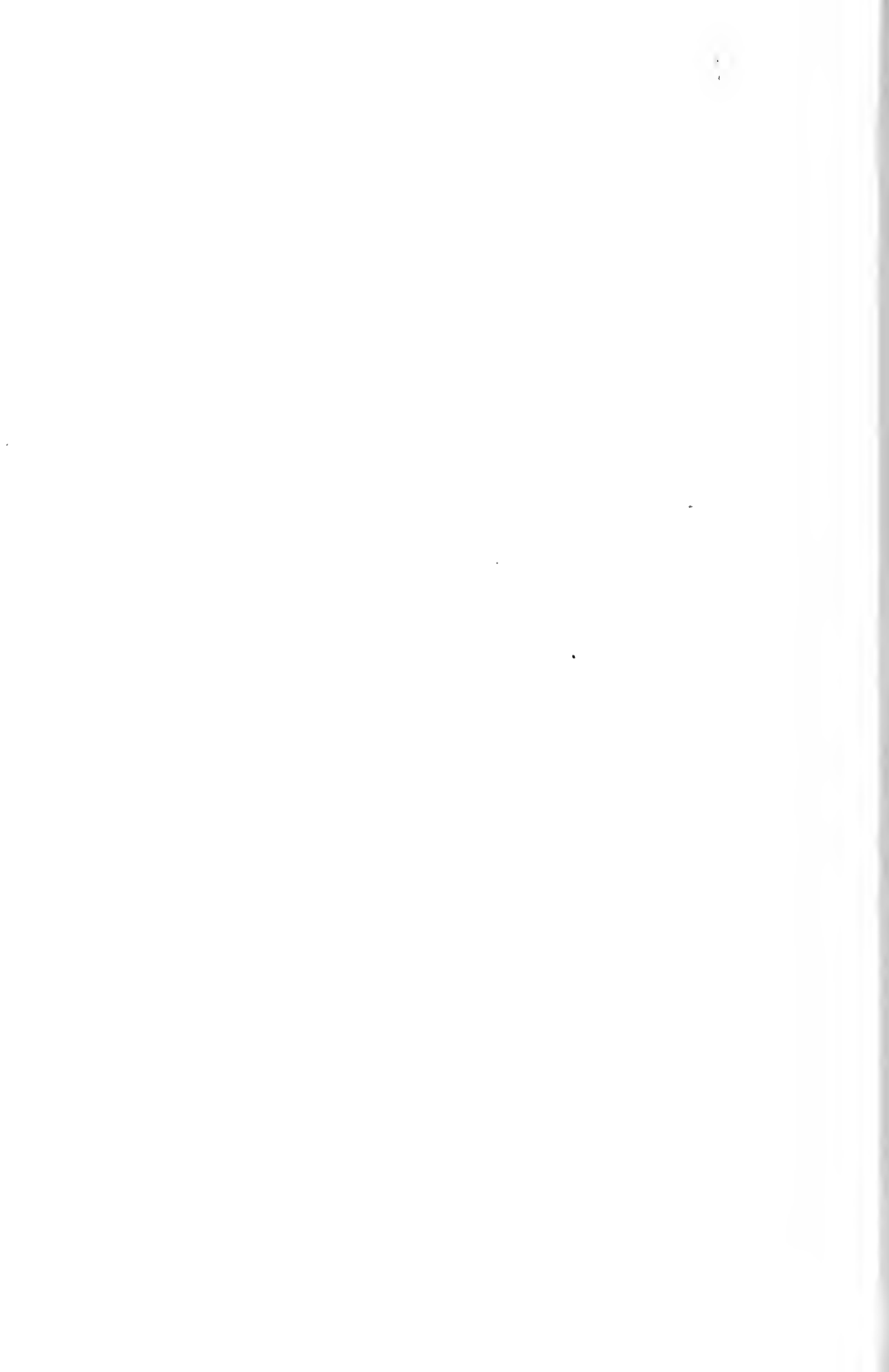


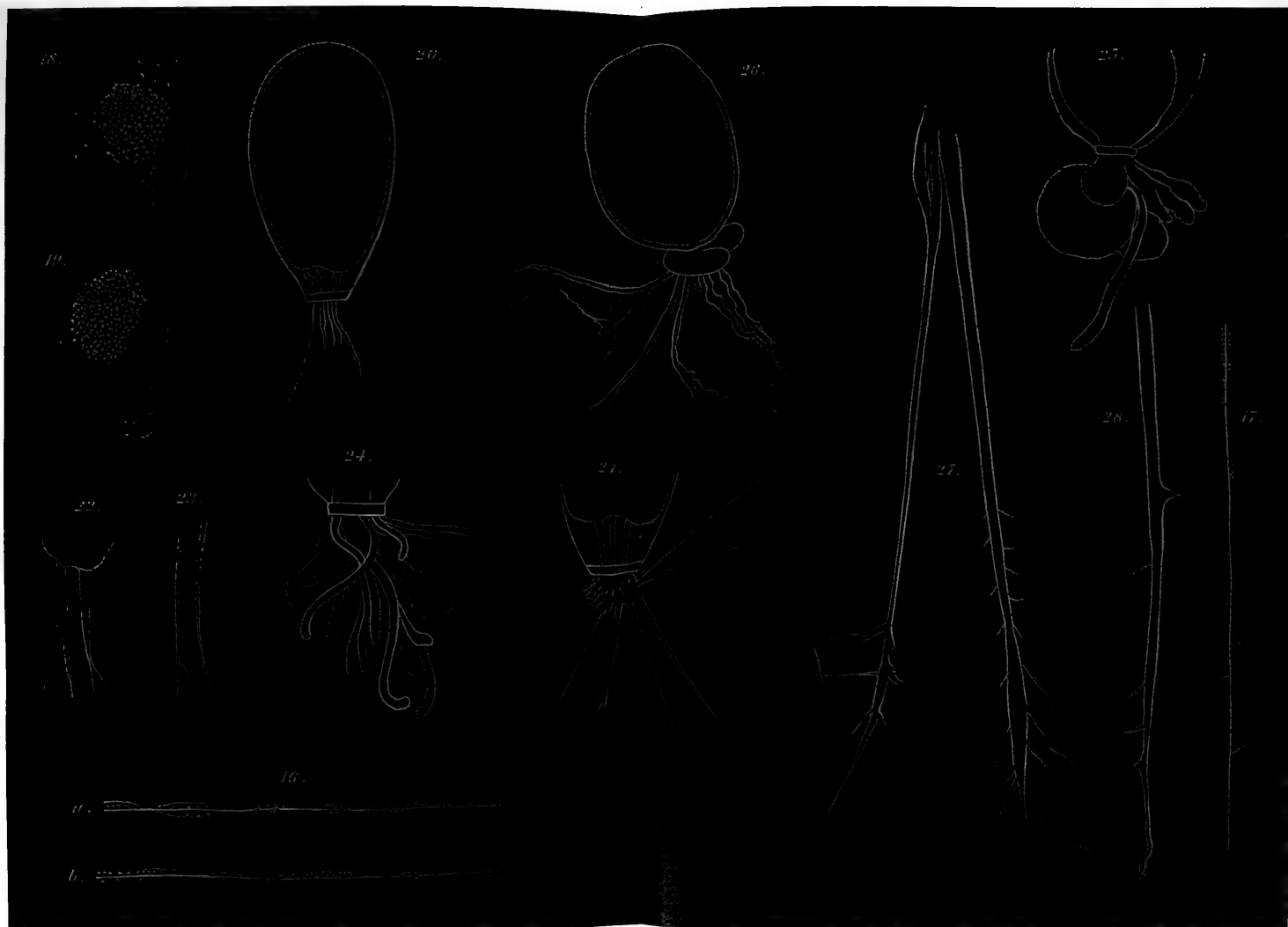














1990

1991

1992

1993

1994

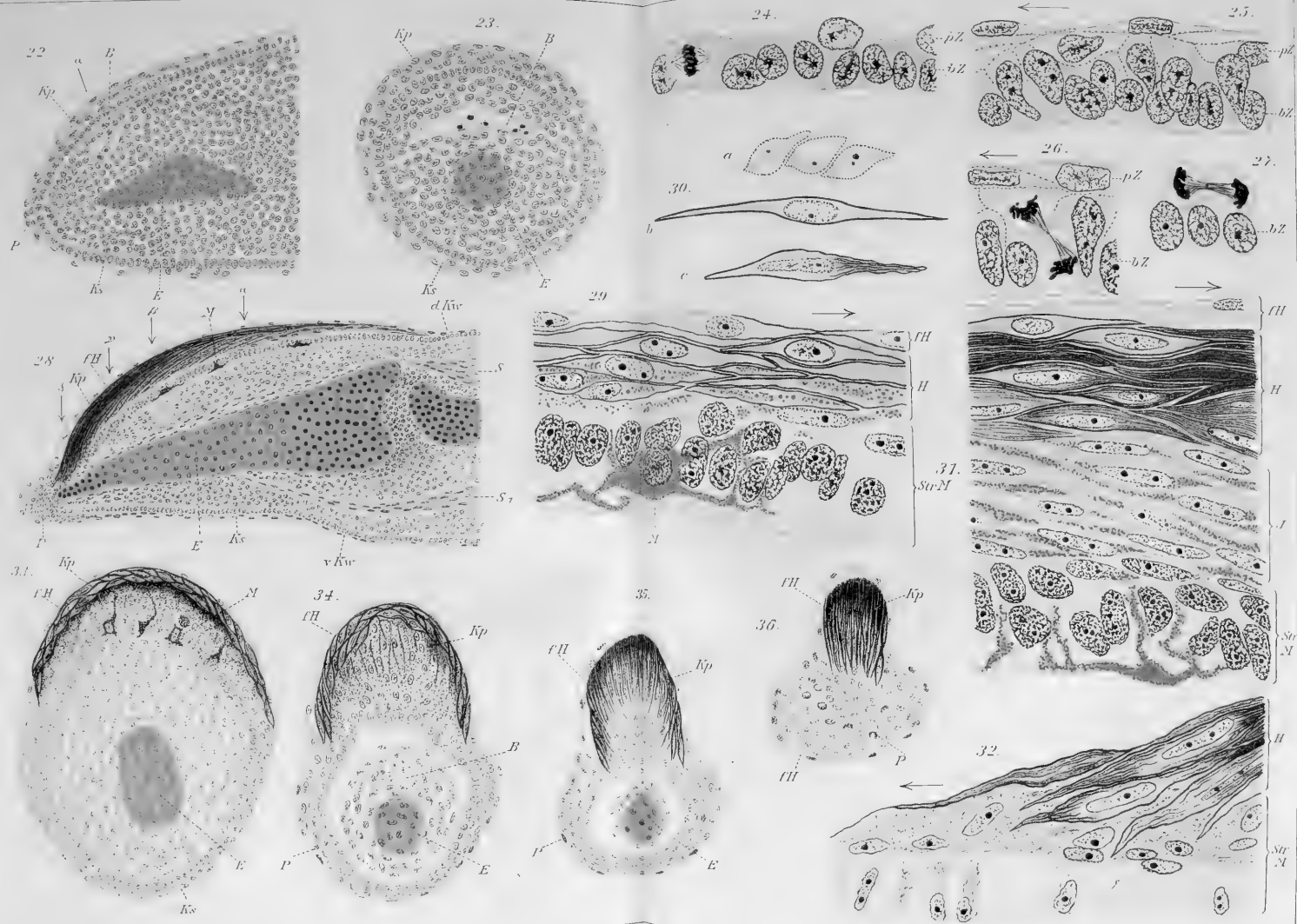
1995

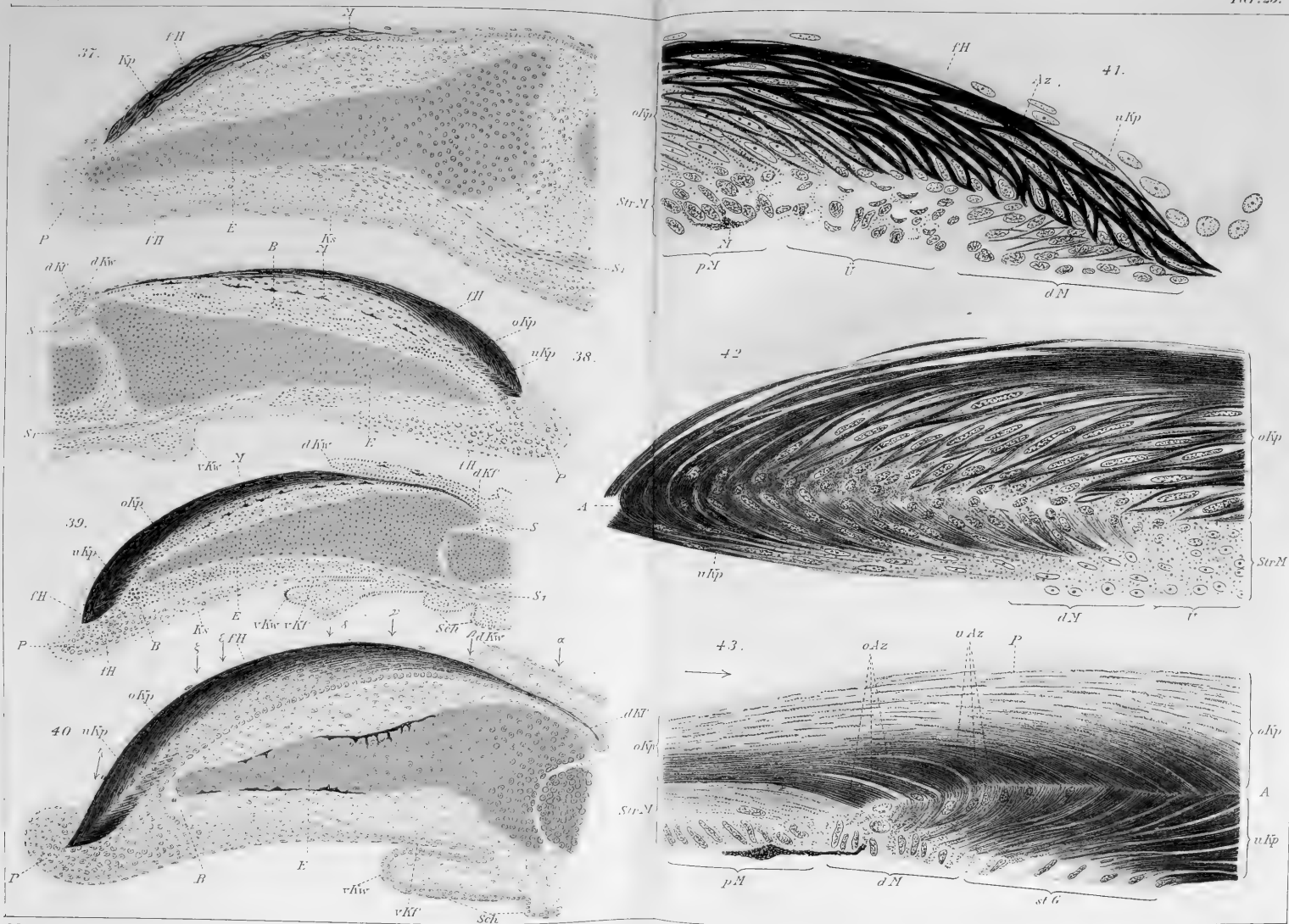
1996

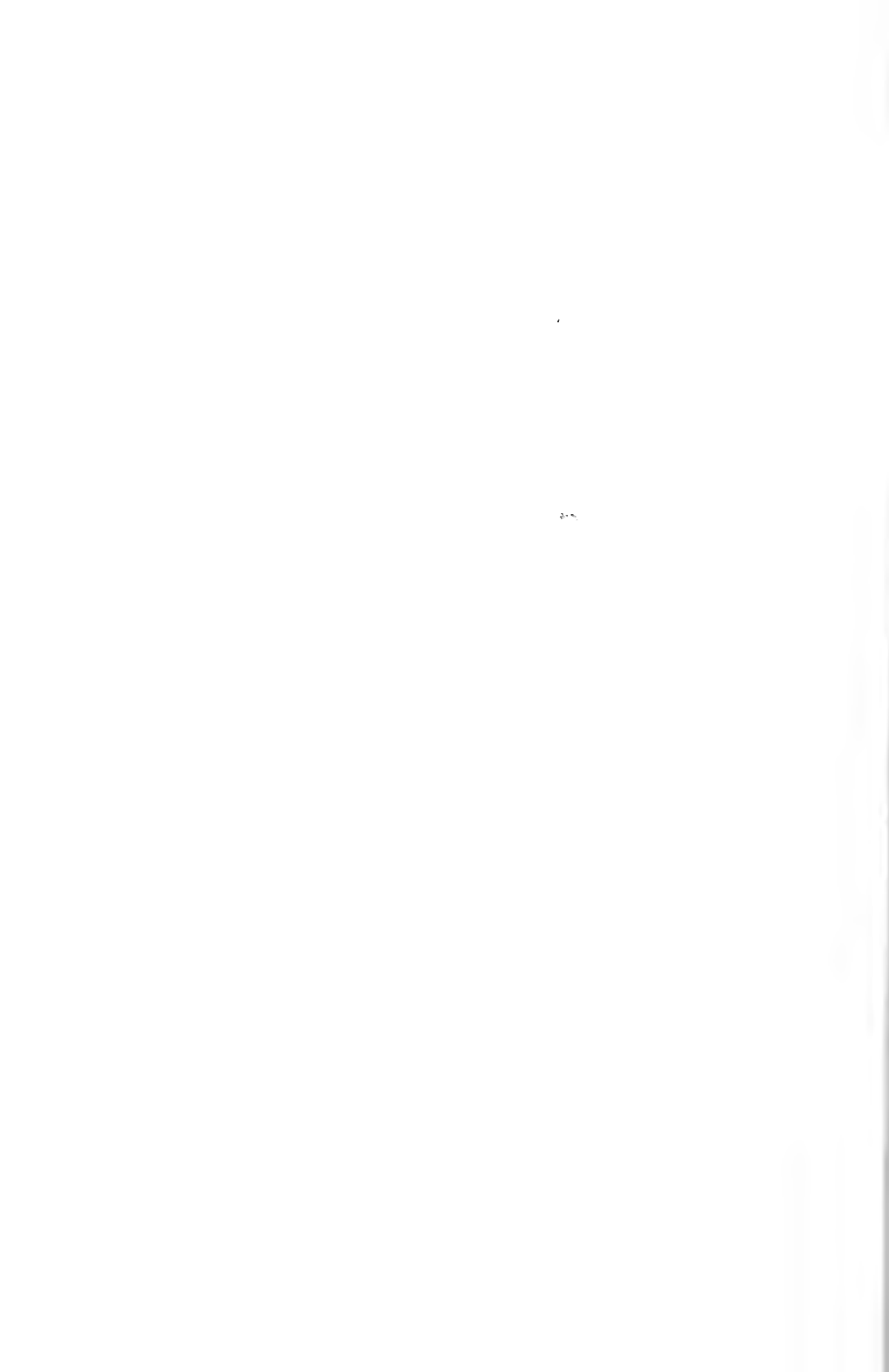






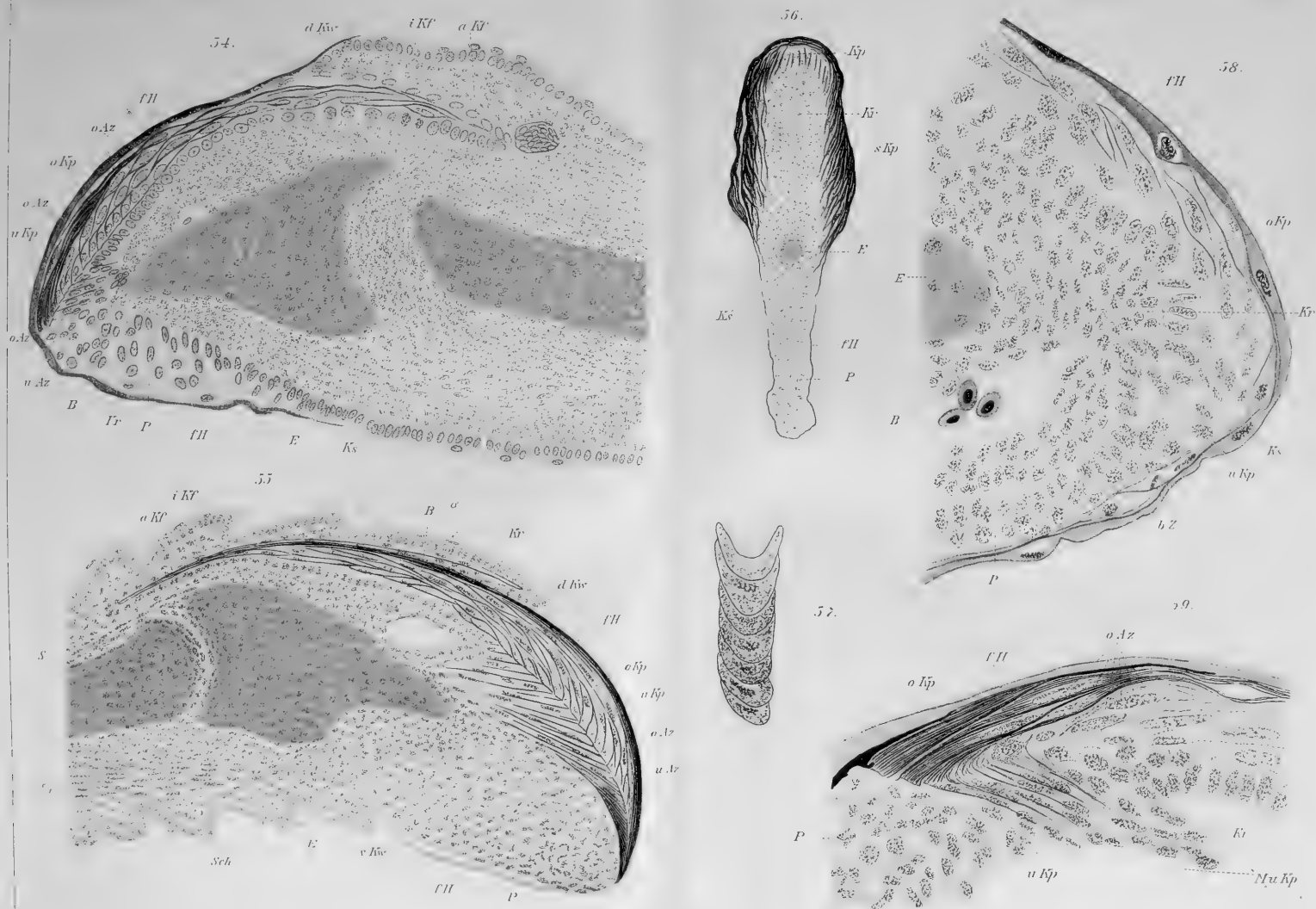




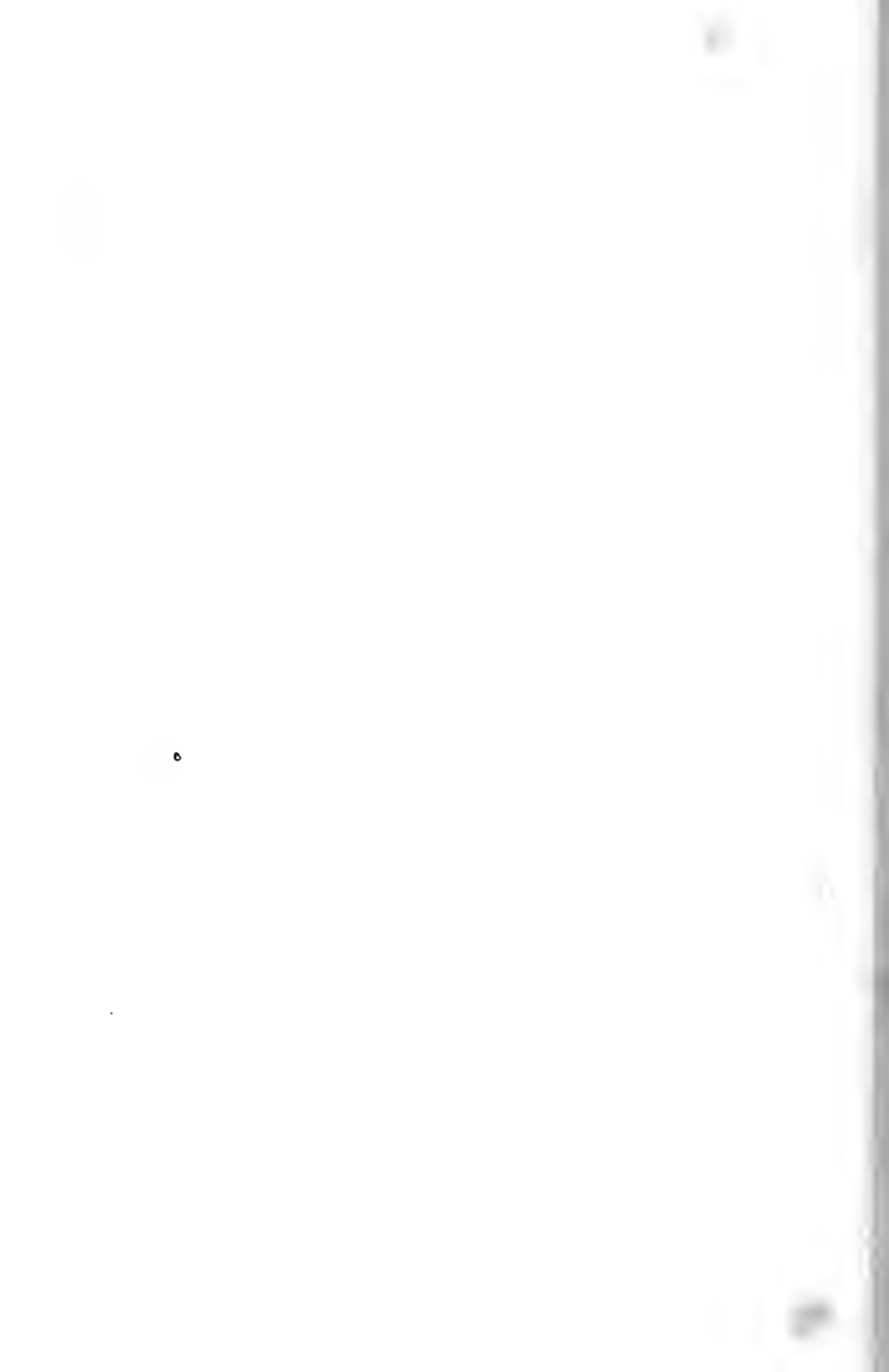




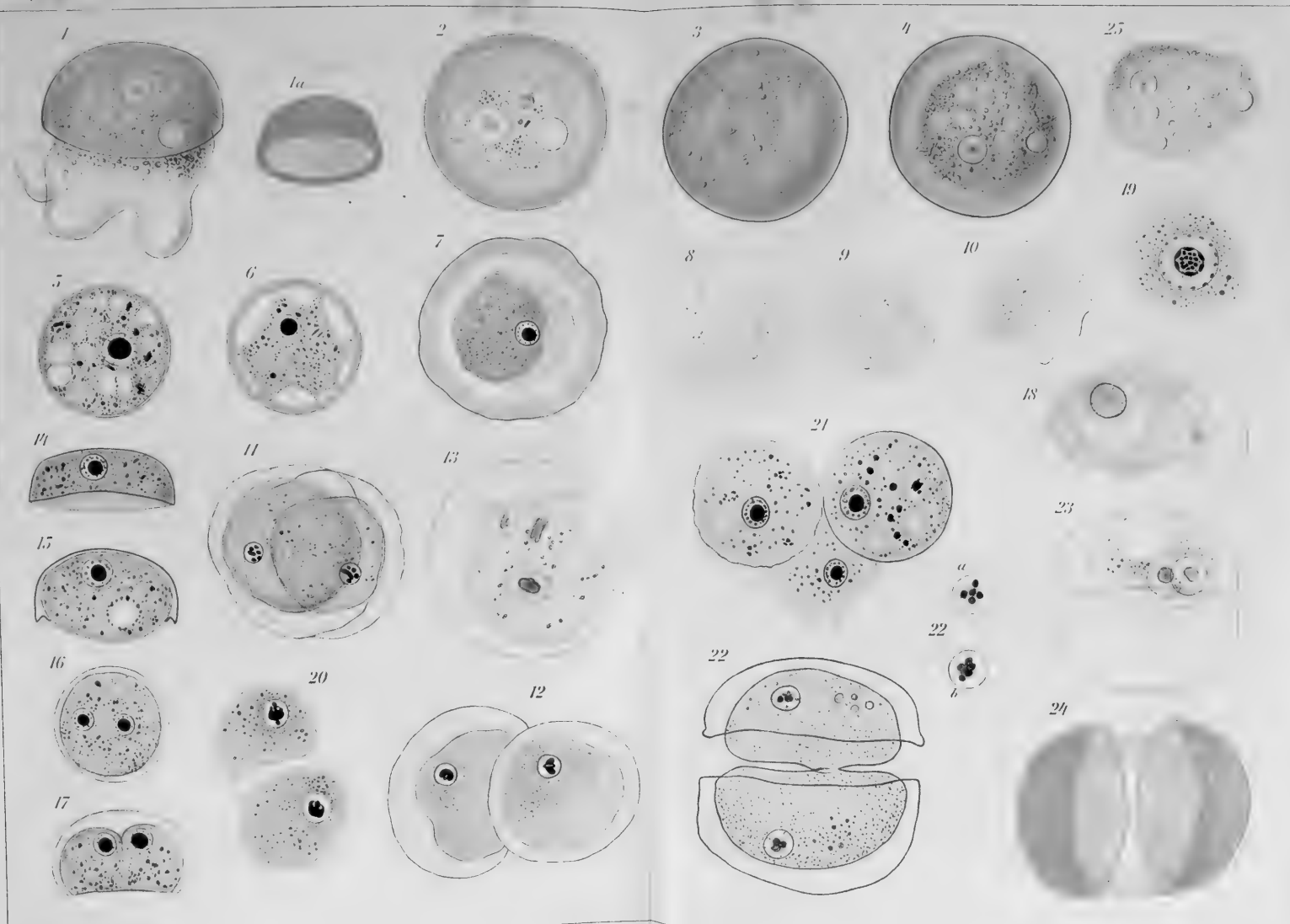




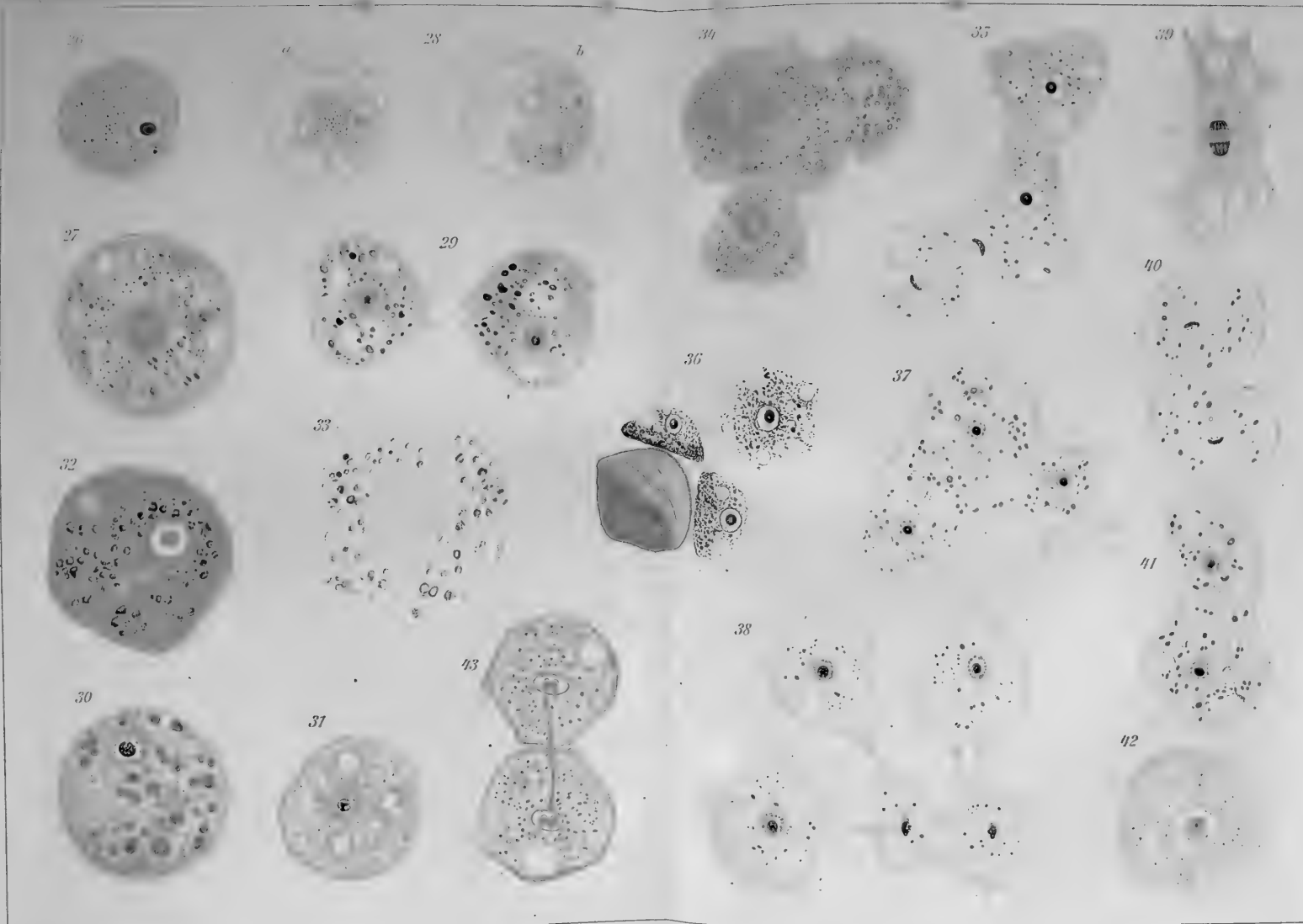






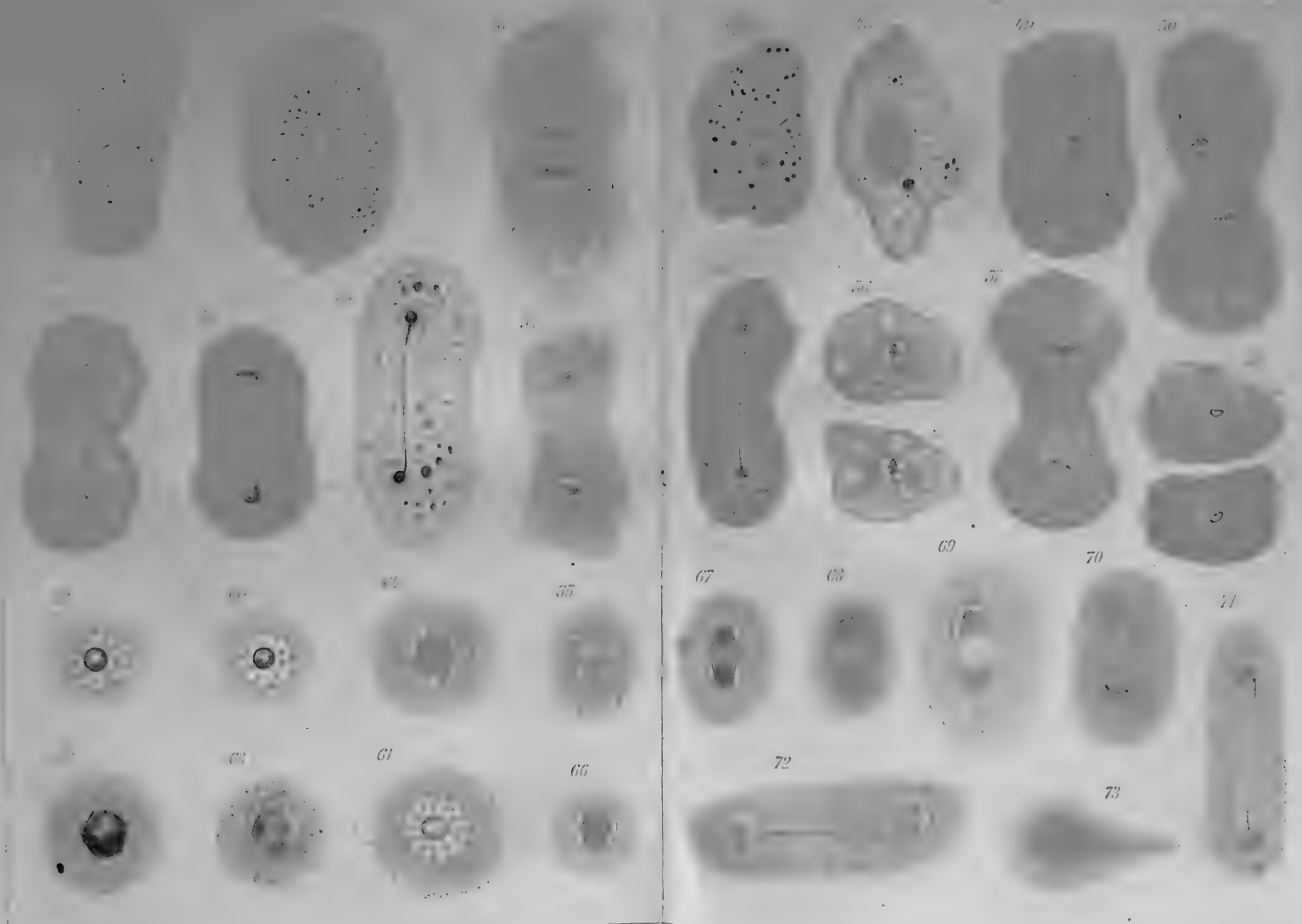










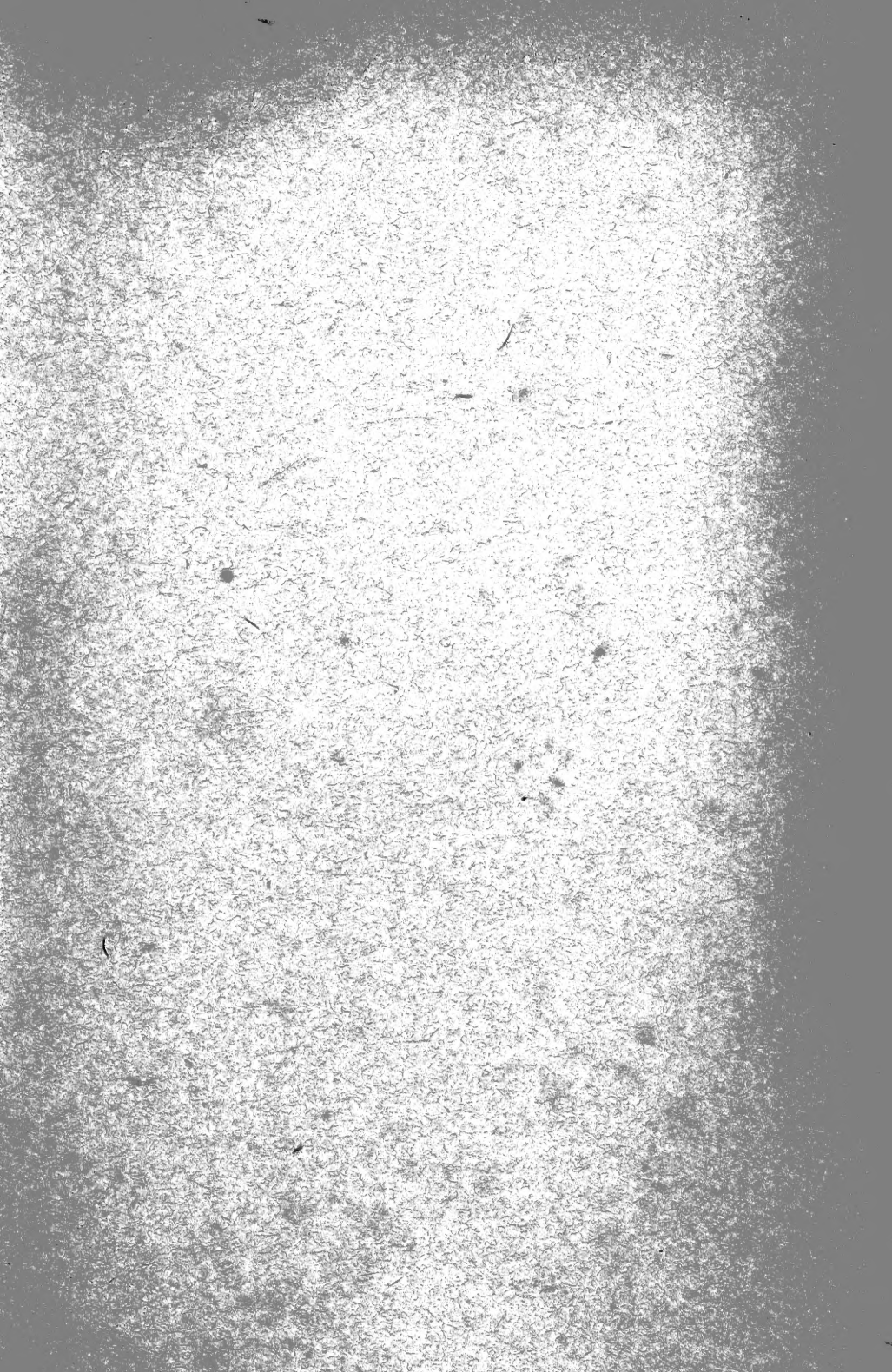














MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04646

